

Impacto de los herbívoros domésticos sobre el reciclado de C y N: cambios mediados por la vegetación y el ambiente

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires,
Área Ciencias Agropecuarias*

María Victoria Piazza

Ingeniera Agrónoma - Universidad de Buenos Aires - Año de egreso: 2006

Lugar de trabajo

IFEVA. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires / CONICET
Departamento de Recursos Naturales y Ambiente. Cátedra de Ecología.



FAUBA Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Enrique J. Chaneton

Licenciado en Biología (Universidad C.A.E.C.E.)

Magister Scientiae (Universidad de Buenos Aires)

Doctor of Philosophy (Imperial College London, Reino Unido)

Profesor Asociado de la Universidad de Buenos Aires

Consejero de Estudios

Martín R. Aguiar

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Magister Scientiae (Universidad de Buenos Aires)

Doctor of Philosophy (Colorado State University, USA)

Profesor Asociado de la Universidad de Buenos Aires

JURADO DE TESIS

Director de tesis

Enrique J. Chaneton

Licenciado en Biología (Universidad C.A.E.C.E.)

Doctor of Philosophy (Imperial College London, Reino Unido)

JURADO

David Norberto Bilenca

Licenciado en Biología (Universidad de Buenos Aires)

Doctor en Ciencias Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Mónica Beatríz Bertiller

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Doctora en Ciencias Forestales (Universidad de Goettingen, Alemania)

JURADO

Natalia Pérez Harguindeguy

Bióloga (Universidad Nacional de Córdoba)

Doctora en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

Fecha de defensa de la tesis: 23 de MAYO de 2016

Dedicatoria

*A quienes encuentren un adecuado uso de este manuscrito.
A la conservación de los sistemas naturales y la búsqueda de la armonía con las actividades
productivas y culturales del hombre.
A Luis O. M.*

Agradecimientos

- A Enrique Chaneton por hacerme sentir tan a gusto y disfrutar cada aspecto de este viaje llamado doctorado. Su gran y contagiosa pasión por la investigación y la docencia, su postura siempre positiva y en búsqueda de la excelencia, y una gran calidad en lo personal hacen de él un director inigualable. Disfruté muchísimo pensar juntos en voz alta tanto en el campo como en la oficina. Agradezco la gran paciencia y voluntad de enseñar, especialmente en los últimos años que lo necesité un poco más y ahí estuvo. Gracias por tanto!
- A Martín Aguiar, quien siempre estuvo allí para recibirme con los brazos abiertos y con gran cariño, pero además siempre dispuesto a motivar, plantear desafíos y preguntas interesantes. Gracias por contagiarme el cariño a la investigación en Ecología y ser en parte el responsable del camino que enfrenté con esta tesis. Gracias por presentarme a la Estepa Patagónica, y por estar atento a brindar consejos en momentos clave.
- A Thomas Kitzberger, con quién aprendí muchísimo recorriendo el bosque. Gracias por sus consejos y por su orientación, tanto desde la logística como desde la investigación general y en particular los estudios que desarrollamos juntos.
- A Luis Marone por recibirme, integrarme al grupo y atender abiertamente a mis consultas. Gracias también al resto del grupo de ECODES, especialmente a R. Pol, G. Paoletti, S. Carmín, L. Andrade, B. Nobua, F. Milesi y J. López de Cazenave. Su orientación y la del grupo fueron fundamentales para poder llevar adelante el estudio en Ñacuñán.
- A Noemí Mazía, que siempre está ahí presente para darme un consejo a tiempo, especialmente en los últimos años fue un apoyo fundamental. Gracias por ser tan despierta y observadora.
- A Lucas Garibaldi, por su colaboración y apoyo en los estudios del bosque. Gracias por su gran y contagioso entusiasmo, vocación, paciencia y predisposición.
- A los jurados Natalia Pérez Harguindeguy, Mónica Bertiller y David Bilenca, por la revisión meticulosa que realizaron de la tesis y los valiosos comentarios y críticas que ayudan a mejorar mi trabajo. Al personal del IFEVA y de la EPG, a la comisión directiva del doctorado y a los revisores del proyecto de candidatura.
- Al Parque Nacional Nahuel Huapi, especialmente a S. Seijas, L. Pussetto, J. Brunet, J. I. Jones, C. Apochian, S. Aguado, J. Santo, D. Núñez, quienes hicieron una importante contribución en la logística de este proyecto. Una mención especial a Susana, Leo y Joaquín que fueron un apoyo fundamental, más aún luego de la erupción del volcán Puyehue.
- A la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán, especialmente a los guardaparques Ángela, Fernando, Fredy, Esteban y Javier.
- A la EEA INTA Río Mayo, y al personal de campo que siempre nos recibió con todo en excelentes condiciones.
- A M. Mermóz, C. Ezcurra, D. Cosentino y P. Baldassini por su ayuda con consultas puntuales en relación a la tesis. A Al “ruso”, Gabriela y al “chino” de Traful que contribuyeron con el transporte a la isla. A Doña Tránsito y Don Blanco por tantos mates dulces y lindos momentos en Ñacuñán y a Luis por la compañía en Río Mayo. J. Paruelo quien me incentivó a presentarme a este proyecto.
- A la beca doctoral inicial de la ANPCyT (BID-PICT Redes 2007-0284 y PICT 2011-0386) y a la beca doctoral tipo 2 de CONICET.
- A Marina Oleiro, Fernanda Reyes, Gastón Oñatibia, Jaquelina Chaij, Pamela Graff y Laura Andrade, que además de su compañía y ayuda en las campañas, jugaron un rol fundamental para discutir ideas de este proyecto. También a Luciano Boyero, Agustín Zarco, Nacho

- Hernández A. C, Florencia Spirito, Celeste Silvoso, y tantos otros compañeros de campaña, por su invaluable ayuda y compañía. Gracias por hacer divertido e interesante cada día.
- A Magui Pagella, sus aportes como tesista de grado fueron invaluable, gracias por tanta responsabilidad, interés, preguntas y buena onda. A todos los que con gran responsabilidad y alegría me ayudaron con las tareas técnicas y de campo, Waly De Nicolás, Fer Maida, Gaby Millapán, Ale Millapán, Diego Irsúa, Juan Karlanián, Caro Piazza, Nico Seoane, Lau Ventura, Karin Heinemann, Andre Ueno, Ana L. Cao, Lu Meoli, Agus Iglesias, Caro Bustos, Pau Roberts, Eliz. Candelino, Felipe Cabrera, Ceci Campos, Félix Becerra Murrieta y Pao Segura Pelaia (espero no olvidar a nadie!).
- A los integrantes del grupo de investigación que nuclea Enrique, Laura y Gervasio (tesistas, becarios e investigadores), quienes en numerosas ocasiones han escuchado mis presentaciones y me enseñaron muchísimo. A los docentes de la Cátedra de ecología de quienes aprendí muchísimo y me contagiaron el cariño a la docencia. A los Descomponólogos, ese grupo que se convirtió en una parte muy importante para mí. Gracias por ayudarme a interpretar y disfrutar de la lectura de papers y de la interacción. A Laura Yahdjian, Lucía Vivanco, María Semmartin, quienes siempre estuvieron atentas, con tan buena energía y me orientaron en varios aspectos para este proyecto. A los integrantes de la Cátedra de Dasonomía que me recibieron con los brazos abiertos y me acompañaron en la última parte de este proceso. A mis docentes y compañeros en los cursos de la EPG de quienes también aprendí mucho. Una mención a Rolando León quien, como a muchos, me abrió los ojos a la heterogeneidad.
- A mi segundo hogar Malezas y sus integrantes en diferentes cohortes (Juanma, Grisela, Pato, Martín, Lu, Tomy, Sole, Flor y Ludmi), y al “sucio”, especialmente a Waly, y a los pasillos del IFEVA, junto con sus habitantes (varios ya mencionados, y además Ade, Luis P., María B., Lau M., Marta T., Lucía C., Oggy, Mechi K., Mechi V., Jaime M., Mariano, Pri, Pau B., Xime, Sofi C., Mirta T., Mirta R., Marisol, Melina, Ale H., Juanca, Roberto y tantos otros!). Gracias por ser parte de mi familia en estos años. Todo fue más fácil, interesante y divertido gracias a tener la suerte de contar con tan buenos amigos.
- A mi mamá y mi papá que siempre están allí para ayudarme en todo. A Caro y Sofi cuyo apoyo fue fundamental. A los Millapán, la mejor familia “adquirida” que me podría tocar, especialmente a Elsa, Miguel, Eli, Gaby y Jano, además todos trabajaron para armar estacas, bolsitas y procesar muestras!! A Sergio que me llevó tantas veces a Ñacuñán, con el auto lleno de muestras. A Ema, Titi, Cori, Walter, al resto de la familia y a mis queridos amigos, por su apoyo constante. Toda la familia ayudó en diversas tareas técnicas para la elaboración de esta tesis, y además jugaron un rol fundamental para que pudiera terminarla, cuidando a Facu. A la calidez y dedicación del Jardín Agronomitos. Y a mis abuelos Pocha, Nelly y Carlos, los tres se fueron durante esta tesis, pero fueron un gran apoyo e inspiración.
- Finalmente a Luis M., que me acompañó en muchas de las etapas de esta tesis, además de ser el mejor compañero que la vida me podría dar. No podría haber hecho nada sin su ayuda, paciencia, consejo y contención, por eso le dedico la tesis. Y a Facu por embellecer mi mundo y venir a enseñarme tanto... además ayudó a pesar muestras, leer papers, participó en reuniones...

Agradezco la gran oportunidad para dedicarme a lo que me apasiona. Esta tesis hubiera sido imposible de realizar para mí sin la ayuda y orientación de estas y seguramente otras personas que por la emoción y el apuro esté involuntariamente omitiendo, o bien mencionando en grupo por el límite de espacio. Cuando inicié este proceso no imaginé cuánto podría necesitar, y la ayuda estuvo. Fueron años muy especiales para mí, llenos de felicidad y con el gusto de poder aprender y observar. Pero lo más importante fue que encontrar (y re-encontrar) gente tan linda que hizo que todo luciera aún mejor. Gracias a todos por tanto cariño y responsabilidad.

Declaración

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Publicaciones derivadas de la tesis

Piazza M.V., Garibaldi L.A., Kitzberger T., Chaneton E.J. (2016) Impact of introduced herbivores on understory vegetation along a regional moisture gradient in Patagonian beech forests. *Forest Ecology and Management* 366:11-22.
DOI: 10.1016/j.foreco.2016.01.035.

ÍNDICE GENERAL

CAPÍTULO I. Introducción general	1
1.1. Presentación del problema	2
1.2. Controles de la descomposición	3
1.3. Herbívoros, Descomposición y Reciclado de Nutrientes	5
1.4. Síntesis y Perspectivas	14
1.5. Objetivo e hipótesis general	16
1.6. Enfoque conceptual e hipótesis particulares	16
1.7. Protocolo experimental común	18
1.8. Estructura de la tesis	20
CAPÍTULO II. Efectos del pastoreo sobre la descomposición y el reciclado de N de componentes estáticos y dinámicos de la vegetación en una estepa fría	21
2.1. Introducción	22
2.2. Métodos	25
2.3. Resultados	33
2.4. Discusión	41
CAPÍTULO III. Interacción entre el pastoreo y la heterogeneidad espacial de la vegetación como determinantes de la descomposición y el reciclado de N en la broza de un arbustal cálido	47
3.1. Introducción	48
3.2. Métodos	50
3.3. Resultados	58
3.4. Discusión	70
CAPÍTULO IV. Impacto del pastoreo sobre el reciclado de C y N a lo largo de un gradiente de humedad en comunidades de bosque templado	75
4.1. Introducción	76
4.2. Métodos	78
4.3. Resultados	90
4.4. Discusión	104
CAPÍTULO V. Pastoreo y reciclado de C y N en la broza de ecosistemas leñosos contrastantes: un experimento comparativo entre biomas	109
5.1. Introducción	110
5.2. Métodos	111
5.3. Resultados	114
5.4. Discusión	123
CAPÍTULO VI. Discusión general	129
6.1. Aportes generales de la tesis en relación al marco teórico	130
6.2. Variaciones del efecto del pastoreo mediado por el contexto	132
6.3. Integración de componentes dinámicos y estáticos en distintos contextos	133
6.4. Reflexiones finales	135
BIBLIOGRAFÍA	137
APÉNDICES	150

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1. Estudios del efecto del pastoreo de grandes ungulados la descomposición de hojarasca aérea de ecosistemas dominados por plantas herbáceas.	12
Tabla 1.2. Estudios del efecto del pastoreo de grandes ungulados la descomposición de hojarasca aérea en ecosistemas dominados por plantas leñosas.	13
Tabla 2.1. Composición componentes dinámicos de la Estepa Patagónica.	28
Tabla 2.2. Criterios de ponderación del funcionamiento del ecosistema considerando el diseño del paisaje.	33
Tabla 2.3. Características de los sustratos.	34
Tabla 2.4. Efectos del pastoreo sobre las propiedades del suelo.	35
Tabla 2.5. Resultados del análisis de modelos mixtos para la tasa de descomposición y N liberado de la broza del Experimento 2.	35
Tabla 2.6. Resultados del análisis de modelos mixtos para la tasa de descomposición y N liberado de la broza del Experimento 3.	37
Tabla 2.7. Variables indicadoras de la calidad de broza y las condiciones del ambiente como predictoras de la tasa de descomposición y el N liberado de la broza.	37
Tabla 2.8. Resultados del análisis para kP y NlibP en los distintos niveles analizados.	41
Tabla 3.1. Composición componentes dinámicos de las comunidades de algarrobal y jarillal.	56
Tabla 3.2. Efectos del pastoreo y la comunidad de origen sobre la composición química del mantillo.	59
Tabla 3.3. Efectos del pastoreo sobre las condiciones del ambiente en diferentes comunidades y parches de vegetación del Monte.	61
Tabla 3.4. Parámetros del análisis de varianza del Experimento 2.	63
Tabla 3.5. Parámetros del análisis de varianza del Experimento 3.	67
Tabla 3.6. Parámetros del análisis de varianza de los efectos del pastoreo sobre kP y NlibP.	70
Tabla 4.1. Características de los sitios de estudio.	82
Tabla 4.2. Composición de componentes dinámicos con y sin la influencia del pastoreo doméstico en bosques de <i>N. dombeyi</i> en el Norte de la Patagonia.	89
Tabla 4.3. Efectos del pastoreo en la composición y características funcionales de la hojarasca.	92
Tabla 4.4. Calidad de los componentes estáticos y dinámicos utilizados en los experimentos de descomposición.	94
Tabla 4.5. Variables de la calidad de hojarasca como predictoras de la tasa de descomposición y el N liberado de la broza del componente dinámico.	95
Tabla 4.6. Efectos del pastoreo y el gradiente de humedad en el microambiente y las propiedades del suelo.	97
Tabla 4.8. Resultados estadísticos del experimento 2: descomposición y N liberado.	100
Tabla 4.9. Resultados estadísticos del experimento 3: descomposición y N liberado.	102
Tabla 5.1. Proporción de los componentes dinámico y estático en la broza de los tres ecosistemas.	123
Tabla A2.1. Efectos del pastoreo sobre la estructura de la vegetación del algarrobal y jarillal en el Monte.	153
Tabla A2.2. Efecto del pastoreo sobre la cobertura en comunidades y parches del Monte.	154
Tabla A3.1. Efectos del pastoreo y el gradiente de humedad sobre la vegetación del sotobosque en el Bosque.	157

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1. Diagrama conceptual del enfoque de la tesis.	15
Figura 2.1. Efectos del pastoreo en el reciclado de C y N durante la descomposición de hojarasca en un ecosistema con organización espacial en mosaico.	25
Figura 2.2. Mapa de los sitios de estudio en la EEA INTA Río Mayo.	29
Figura 2.3. Resultados del experimento de trasplantes recíprocos.	36
Figura 2.4. Efectos del pastoreo sobre kP y NlibP.	40
Figura 3.1. Efectos del pastoreo ovino en el reciclado de C y N durante la descomposición de hojarasca en la estepa patagónica.	50
Figura 3.2. Diseño experimental del estudio en el Monte central.	53
Figura 3.3. Tasa de descomposición de la broza en un jardín común.	60
Figura 3.4. Efecto del pastoreo doméstico mediado por las condiciones del ambiente	64
Figura 3.5. Efectos del pastoreo mediados por la calidad de broza y el ambiente.	66
Figura 3.6. Efecto del pastoreo doméstico sobre la kP y NlibP en el Monte central.	69
Figura 4.1. Efectos del pastoreo bovino en el reciclado de C y N durante la descomposición de broza a lo largo de un gradiente de humedad ambiental.	78
Figura 4.2. Ubicación de los sitios de estudio y caracterización ambiental en el Bosque Andino Patagónico.	83
Figura 4.3. Efecto del pastoreo mediado por la calidad de componentes dinámicos	94
Figura 4.4. Efectos del pastoreo en un gradiente de humedad sobre propiedades del suelo.	98
Figura 4.5. Efecto del pastoreo mediado por las condiciones del ambiente.	99
Figura 4.6. Efectos del pastoreo mediados por la calidad de broza y las condiciones del ambiente a lo largo del gradiente de humedad ambiental.	101
Figura 4.7. Efectos del pastoreo sobre kP y NlibP en la broza.	103
Figura 5.1. Efectos del pastoreo en el reciclado de C y N durante la descomposición de broza entre ecosistemas ordenados por su Productividad.	111
Figura 5.2. Caracterización del funcionamiento de los tres ecosistemas.	115
Figura 5.3. Efectos del pastoreo sobre la vegetación de los tres ecosistemas.	116
Figura 5.4. Efecto del pastoreo mediado por la calidad de broza.	117
Figura 5.5. Efecto del pastoreo sobre variables indicadoras del ambiente.	119
Figura 5.6. Efecto del pastoreo mediado por las condiciones del ambiente.	120
Figura 5.7. Efecto del pastoreo sobre la interacción de efectos mediados por la calidad de broza y las condiciones del ambiente	121
Figura 5.8. Efectos del pastoreo sobre kP y NlibP.	122
Figura 6.1. Resumen de los resultados de experimentos en los distintos contextos evaluados en la tesis.	134
Figura A2.1. Temperatura y humedad relativa del aire en los diferentes parches del Monte	152
Figura A3.1. Análisis de componentes principales ordenando los sitios según variables que caracterizan el ambiente y la vegetación del bosque de coihue.	155
Figura A3.2. Clasificación de especies leñosas del sotobosque de coihue por sus características foliares.	156
Figura A3.3. Caracter funcional de las especies determinado por la dureza foliar del componente dinámico a lo largo del gradiente de humedad.	156

Abreviaturas

C: Carbono, también utilizado para “comunidad” en el Capítulo 3.

e^H : Índice de diversidad efectiva de Shannon

e^H/S : Índice de equitatividad de Shannon

ETP: Evapotranspiración potencial (mm/año)

IH: Índice de humedad; relación entre la precipitación media anual y la evapotranspiración potencial.

k: Tasa de descomposición (año^{-1}) obtenida de la función exponencial de caída de la biomasa remanente ($B1/B0$) a través del tiempo (años).

kP: Tasa de descomposición ponderada de la comunidad

lme: modelos lineales de efectos mixtos

NlibP: Nitrógeno liberado de la broza ponderado por la contribución de hojarasca estática y dinámica en la comunidad.

P: Pastoreo, efecto fijo.

Pch: Parche de vegetación

PP: precipitación media anual (mm/año)

S: Riqueza de especies (n°)

RESUMEN

Impacto de los herbívoros domésticos sobre el reciclado de C y N en ecosistemas leñosos: cambios mediados por la vegetación y el ambiente

Los efectos de los herbívoros sobre la vegetación y el ambiente pueden alterar en diferente grado el funcionamiento de los ecosistemas. Para comprender mejor los factores que modulan dicho impacto, es necesario realizar experimentos bajo un protocolo común, que abarquen la comunidad vegetal en ecosistemas contrastantes y consideren distintas vías de efecto en diferentes escalas ecológicas. Esta tesis evaluó la importancia de los cambios de largo plazo en la vegetación y el ambiente como mediadores del impacto del pastoreo doméstico sobre el reciclado de carbono (C) y nitrógeno (N) durante la descomposición de broza. Se estableció un experimento multi-sitio en áreas apareadas con y sin pastoreo en tres ecosistemas: bosques Andino-Patagónicos, arbustales del Monte Central y estepas del Distrito Occidental. En cada sistema se realizaron tres experimentos para evaluar los efectos del pastoreo mediados por la calidad de la broza, las condiciones del ambiente, y su interacción. La vegetación se clasificó en componentes estático y dinámico según su sensibilidad al pastoreo. Se consideraron tres escalas: parches, comunidades y ecosistemas. El pastoreo desaceleró el reciclado de C y N en el bosque y de N en la estepa al modificar la composición de la comunidad dinámica. En el arbustal los cambios por el pastoreo fueron pequeños y estuvieron mediados por las condiciones del ambiente edáfico. No se observaron efectos significativos del pastoreo en el reciclado de C y N en la broza de los componentes estáticos de los tres sistemas. Al ponderar los resultados experimentales por la contribución de los componentes estático y dinámico a la comunidad, se observó que los componentes estáticos dominantes amortiguaron los efectos del pastoreo sobre el proceso de descomposición. En general, los efectos del pastoreo sobre la dinámica del C y el N fueron menores a los generados por la heterogeneidad espacial natural de estos sistemas leñosos. Los aportes conceptuales, empíricos y metodológicos de esta tesis contribuyen a la comprensión del impacto de herbívoros domésticos sobre el funcionamiento de los ecosistemas.

Palabras clave: Pastoreo - Ecosistemas naturales - Descomposición – Heterogeneidad espacial – Escalas ecológicas

ABSTRACT

Domestic herbivore impacts on woody ecosystems C and N cycling: changes through vegetation and environment.

Impacts of domestic herbivores on vegetation and environment might differently affect ecosystem function. To assess such implications experiments should follow a common protocol, considering entire litter community, and involving different pathways of effects, contexts and hierarchical levels. This thesis evaluates the relative importance of domestic herbivores long term changes on vegetation and environment over carbon and nitrogen cycling during litter decomposition. A multi-site experiment was performed in paired areas with and without grazing in three contexts: Andino-Patagonic forests, Central Monte shrublands, and Occidental District steppes. Three types of field experiments were implemented in each system, to assess grazing effects through litter quality, environmental conditions, and their interaction. Ecosystem vegetation was classified in two components according to their sensibility to change with grazing: static and dynamic. Variations between patches, communities and ecosystems were considered. Grazing slowed C and N cycling in forests and N cycling in steppes though dynamic component litter quality. Effects in shrublands were slight and mostly though changes in environmental conditions rather than though litter quality. There weren't significative grazing impacts on static components C y N litter clycling. After weighting impacts on ensemble litter, static components buffered grazing effects on more dynamic components in the community. Changes in decomposition process associated with grazing were lower than those observed in different heterogeneity levels considered. This thesis provides conceptual, empirical and methodological contributions to our understanding of herbivore impact on ecosystem function.

Palabras clave: Grazing – Natural ecosystems - Decomposition – Spatial heterogeneity – Ecological scales

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. PRESENTACIÓN DEL PROBLEMA

Los rápidos cambios en el uso de la tierra a nivel global hacen cada vez más prioritaria la identificación de sitios que además de valor para la conservación de sistemas naturales, tienen valor como proveedores de servicios ecosistémicos. Los cambios en la densidad de grandes herbívoros generados por la actividad humana representan un aspecto central, aunque frecuentemente poco apreciado del cambio global (Wardle y Bardgett 2004; Tanentzap y Coomes 2011). Dada su abundancia y amplia distribución, los herbívoros domésticos (bovinos, ovinos, caprinos) son, en la actualidad, los principales consumidores terrestres (Oesterheld *et al.* 1992). Por otro lado, la ganadería es una de las principales actividades de los pobladores en muchos sistemas naturales y es posible que un manejo adecuado del ganado permita que sea compatible con la conservación de la vegetación, frente a otras actividades antrópicas (Oñatibia *et al.* 2015). Estudiar el impacto de los herbívoros domésticos sobre los ecosistemas es relevante tanto desde el punto de vista de la producción, como de la conservación.

El pastoreo doméstico actúa como agente perturbador del ecosistema y, junto con las variaciones de temperatura y precipitación, contribuye a modelar la abundancia, diversidad, composición y distribución de la vegetación (Milchunas *et al.* 1988; Oesterheld *et al.* 1999; Adler *et al.* 2001; Frank *et al.* 2006). Los cambios que genera el pastoreo influyen directa e indirectamente sobre atributos del ecosistema como la productividad primaria, la descomposición, el reciclado de nutrientes y agua, y el almacenamiento de carbono (McNaughton 1989; Bardgett y Wardle 2003; Taboada *et al.* 2011; Tanentzap y Coomes 2011). Tradicionalmente, el estudio de los impactos ecológicos del pastoreo se ha centrado en variables que son fáciles de estimar como la biomasa aérea y la composición botánica (Milchunas *et al.* 1988; Oesterheld *et al.* 1999), o bien en las propiedades edáficas (Piñeiro *et al.* 2010). Sin embargo, una aproximación completa al funcionamiento del ecosistema requiere la integración de los subsistemas aéreo y subterráneo. Dicha conexión está estrechamente ligada al proceso de descomposición de la materia orgánica aportada por las plantas (Couteaux *et al.* 1995; Bardgett y Wardle 2003; Cebrian y Lartigue 2004; Hobbie 2015; Cotrufo *et al.* 2015).

Si bien existen muchos estudios referidos a los efectos del pastoreo doméstico sobre la descomposición (Tablas 1.1 y 1.2), aún no se cuenta con generalizaciones sólidas, ni están claros los mecanismos intermediarios. En general, se utiliza la hojarasca de unas pocas especies para evaluar los cambios en la descomposición de broza por acción del pastoreo. Pocos estudios integran los cambios sobre la composición funcional de la comunidad vegetal y del ambiente físico y biótico en el que ocurre la descomposición (Kielland *et al.* 1997; Olofsson y Oksanen 2002; Semmartin *et al.* 2008; Giese *et al.* 2009). Por otro lado, faltan estudios que consideren la heterogeneidad funcional de la hojarasca producida por una comunidad y que permitan diferenciar mejor los mecanismos que intervienen en el efecto del pastoreo (Garibaldi *et al.* 2007; Fornara y du Toit 2008; du Toit y Olf 2014). A su vez, el contexto climático, la historia natural y la escala espacial consideradas pueden modular la influencia del pastoreo sobre la descomposición (Senft *et al.* 1987; Adler *et al.* 2001; Bardgett y Wardle 2003; Semmartin *et al.* 2004; Pastor *et al.* 2006; Bakker *et al.* 2009; Tanentzap y Coomes 2011). Sin embargo, hasta el momento la mayoría de los trabajos que evalúan el efecto del pastoreo en el reciclado de nutrientes han considerado una sola escala de

heterogeneidad de la vegetación, ya sea una comunidad particular (e.g. Olofsson y Oksanen 2002; Garibaldi *et al.* 2007; Vaieretti *et al.* 2010, 2013) o ecosistemas a lo largo de un gradiente ambiental (Semmartin *et al.* 2004).

Un 48 % del total de la superficie terrestre está ocupada por sistemas con diferentes proporciones de componentes leñosos desde bosques hasta arbustales y sabanas (Loveland *et al.* 2000). No obstante, se conoce relativamente poco sobre las consecuencias del pastoreo para el funcionamiento de ecosistemas dominados por plantas leñosas (Tanentzap y Coomes 2011; Tabla 1.2). La estructura de sistemas leñosos puede generar interacciones muy distintas con los herbívoros respecto a las observadas en sistemas herbáceos. En muchos sistemas leñosos las especies dominantes suelen ser poco sensibles al pastoreo, manteniendo una estructura relativamente “estática” en el tiempo frente a los cambios en la densidad de herbívoros (Milchunas *et al.* 1993; Augustine y McNaughton 1998). El pastoreo suele afectar en mayor medida a la fracción restante de la vegetación, cuya estructura y composición puede resultar “dinámica” según la presión de pastoreo. No está claro, sin embargo, en qué medida los cambios en los componentes “dinámicos” de la comunidad vegetal son relevantes para el funcionamiento de sistemas que presentan un componente leñoso “estático” abundante. Esto es importante especialmente en sistemas de pastoreo “marginales” o de baja capacidad de carga, que suelen ser los más afectados por el deterioro inducido por el uso ganadero continuo y extensivo.

Esta Tesis avanza en la comprensión de los controles del impacto del pastoreo doméstico en ecosistemas terrestres dominados por leñosas (bosque, arbustal y estepa mixta), focalizándose en el proceso de descomposición como integrador de los cambios en los subsistemas aéreo y subterráneo. Pero además, se incluyen distintas escalas ecológicas o niveles jerárquicos (parche, comunidad y ecosistema), que son relevantes para entender la interacción entre herbívoros y plantas.

1.2. CONTROLES DE LA DESCOMPOSICIÓN

La descomposición implica la fragmentación y catabolismo de materiales orgánicos por procesos bióticos y abióticos. Como resultado de dicho proceso, las moléculas orgánicas complejas son degradadas a compuestos de bajo peso molecular y oxidadas hasta compuestos inorgánicos simples (CO_2 , H_2S , NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} , H_2O). Estos materiales son incorporados como biomasa en distintos organismos detritívoros (inmovilización), se integran a la matriz del suelo, son reabsorbidos por las plantas o bien salen del sistema por lixiviación, escurrimiento, volatilización y respiración de microorganismos (Aerts 1997; Cotrufo *et al.* 2015; Castellano *et al.* 2015).

La descomposición está controlada por tres factores principales: el clima, la calidad del sustrato y la biota del suelo (Coueteaux *et al.* 1995; Aerts 1997; Parton *et al.* 2007; García-Palacios *et al.* 2013; Handa *et al.* 2014; Bradford *et al.* 2016). La temperatura y las precipitaciones controlan en forma directa los procesos involucrados en la descomposición biótica de la materia orgánica (Austin y Vitousek 2000; Austin y Sala 2002; García Palacios *et al.* 2013). El clima controla el proceso de formación y la fertilidad de los suelos, por lo que también ejerce efectos indirectos sobre las formas de vida dominantes y la calidad de los tejidos vegetales (Aerts 1997). La cantidad y calidad de la broza que ingresa al suelo regulan la velocidad de la descomposición a través de su efecto en la actividad de los descomponedores (Cebrian y Lartigue 2004). A su vez se ha destacado que la biota del suelo tiene un efecto igualmente importante,

independientemente del clima y la calidad de los sustratos (García Palacios *et al.* 2013), y que cambios en la diversidad funcional de organismos descomponedores pueden alterar las tasas de descomposición de hojarasca (Handa *et al.* 2014).

Existe mucha evidencia de que la calidad de broza es un fuerte determinante de la tasa de descomposición y el reciclado de N (Cadisch y Giller 1997; Manzoni *et al.* 2008; Zhang *et al.* 2008; Cornwell *et al.* 2008; Hobbie 2015; Bradford *et al.* 2016). En general, los tejidos vegetales con alta relación C:N y elevados contenidos de lignina y compuestos secundarios (e.g. fenoles), se descomponen más lentamente y también generan una mayor retención de nutrientes en la broza. La calidad de la broza también tendría implicancias para la estabilización de la materia orgánica del suelo (Couteaux *et al.* 1995; Cotrufo *et al.* 2015; Castellano *et al.* 2015). La hojarasca de mayor calidad (e.g. baja relación C:N) estimula la producción de residuos microbianos y estos favorecen la estabilización de materia orgánica en el suelo (Cotrufo *et al.* 2015). Cuando la calidad de hojarasca es baja (alta relación C:N), la producción de residuos microbianos por unidad de sustrato metabolizado es menor y la tasa de estabilización de la materia orgánica sería más lenta (Castellano *et al.* 2015).

El reciclado de N ha recibido mucha atención debido a que es uno de los principales nutrientes limitantes para el crecimiento de las plantas en los ecosistemas terrestres (Chapin 1980; Wedin y Tilman 1996; Mazzarino *et al.* 1998). La retención de N en la vegetación y el suelo es una función crítica, especialmente teniendo en cuenta las implicancias de la liberación gaseosa de N (NO_x) en el contexto de cambio global (Vries y Bardgett 2016). Los mecanismos de conservación de N por la vegetación afectan tanto la descomposición, como la disponibilidad de N en el suelo (Wedin y Tilman 1996). La broza con mayor contenido de N suele presentar una mayor tasa de descomposición y una liberación de N más rápida (Mazzarino *et al.* 1998; Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008). No obstante, la presencia de compuestos secundarios en los tejidos vegetales puede generar la retención de N en la broza (Couteaux *et al.* 1995; Bardgett y Wardle 2003). Evidencias recientes indican que la retención de N en el sistema planta-suelo puede depender principalmente de los rasgos de las especies dominantes (Vries y Bardgett 2016).

La importancia relativa de los controles bióticos y abióticos de la descomposición varía según el nivel jerárquico (ecosistema, comunidad, parche) y la escala espacial considerados (Turner *et al.* 1989; Hobbie 2015; Bradford *et al.* 2016). A escala global las tasas de descomposición se incrementan con la temperatura, precipitación y la concentración de nutrientes en la broza (Parton *et al.* 2007; Cornwell *et al.* 2008; Zhang *et al.* 2008). A escala local, por ejemplo dentro de una región, puede haber una importante variabilidad de la descomposición asociada al contexto ambiental y la estructura de la vegetación (Austin y Vitousek 2000; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2007). En escalas aún más detalladas, la estructura heterogénea de la vegetación puede generar importantes variaciones en el proceso de descomposición (Schlesinger *et al.* 1990; Aguiar y Sala 1999; Vaieretti *et al.* 2013; Poca *et al.* 2015). Dichas variaciones se asocian a cambios en la composición funcional de la vegetación y la comunidad de organismos del suelo, los que afectan la dinámica y el destino de los nutrientes durante la descomposición (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2008; Gessner *et al.* 2010; Handa *et al.* 2014). En sistemas áridos y semi-áridos, con baja cobertura del suelo, la descomposición puede mostrar una marcada heterogeneidad espacial, debido al efecto de la fotodegradación en las áreas expuestas a la radiación solar (Austin y Vivanco 2006; Austin *et al.* 2016). En suma, es esperable que cambios en la estructura e identidad

funcional de la vegetación, así como en las comunidades del suelo, operen de manera diferencial sobre el reciclado de C y nutrientes según la escala o nivel jerárquico enfocado.

La exploración de los controles de la descomposición en distintos niveles jerárquicos (ver Apéndice 1: glosario), y la consecuente escala espacial que ocupan, requiere aproximaciones novedosas que combinen estudios de gradientes climáticos a escala de paisaje o regional, con estudios detallados que consideren la variación espacial en la estructura de la vegetación bajo condiciones climáticas homogéneas. La incorporación de gradientes ambientales en estudios ecológicos constituye una herramienta fundamental, ya que permiten organizar la heterogeneidad ambiental y biótica, generar hipótesis, y ponerlas a prueba (Keddy 1991). Este tipo de estudios hace posible observar en diferentes contextos la importancia relativa de los controles ambientales y de la vegetación en el proceso de descomposición (Austin y Sala 2002; Carrera y Bertiller 2010).

1.3. HERBÍVOROS, DESCOMPOSICIÓN Y RECICLADO DE NUTRIENTES

Los herbívoros pueden regular directa o indirectamente la cantidad y calidad de los recursos que utilizan los organismos del suelo (Bardgett y Wardle 2003; Taboada *et al.* 2011). Por lo tanto, se puede esperar que existan conexiones de cierta intensidad entre las interacciones tróficas que tienen lugar en los compartimientos aéreo y subterráneo de los ecosistemas terrestres (Pastor *et al.* 1997, 2006; Bardgett y Wardle 2003). El proceso de descomposición de la broza es un eslabón clave en la cadena de interacciones que conectan a los herbívoros con el funcionamiento del ecosistema. El aumento de la presión de pastoreo por grandes herbívoros determina cambios en la magnitud y dirección de la descomposición y el reciclado de nutrientes (Pastor y Cohen 1997; Bardgett y Wardle 2003; Cebrian y Lartigue 2004). A corto plazo, los cambios se asocian al consumo de biomasa y al impacto físico y químico sobre el suelo, provocado por el pisoteo y las deyecciones (Milchunas y Lauenroth 1993; Oesterheld *et al.* 1999; Cebrian y Lartigue 2004). A más largo plazo, se hacen evidentes otros procesos que incluyen cambios en la abundancia, diversidad y distribución espacial de la vegetación y los organismos del suelo, sumados a cambios más persistentes en las condiciones edáficas (Taboada *et al.* 2011; Tanentzap y Coomes 2011; Schrama *et al.* 2013). Se ha enfatizado que dichos efectos dependen de la escala temporal y espacial, por lo que las implicancias del pastoreo para el funcionamiento dependerán del contexto considerado (Milchunas y Lauenroth 1993; Adler *et al.* 2001; Bardgett y Wardle 2003; Pastor *et al.* 2006).

1.3.1. Efectos de los herbívoros sobre la vegetación

El pastoreo genera cambios en la vegetación, alterando la morfología, distribución y productividad de biomasa, así como la composición química, florística y estructural de la comunidad (Milchunas *et al.* 1988; Augustine y McNaughton 1998; Bardgett *et al.* 1998; Oesterheld *et al.* 1999). El efecto de los herbívoros sobre la composición de la vegetación dependerá del balance entre los patrones de selección de los animales y la tolerancia o resistencia de las plantas a la herbivoría (Augustine y McNaughton 1998; Olofsson y Oksanen 2002; du Toit y Olff 2014). En general los herbívoros ungulados concentran su consumo sobre plantas con mayor contenido de nutrientes y menor

contenido de fibras y compuestos secundarios. Esta selección en muchos sistemas favorecería en el largo plazo la dominancia de especies con baja calidad nutritiva o defensas anti-herbívoro (Augustine y McNaughton 1998; Pastor y Cohen 1997; Bardgett *et al.* 1998). Sin embargo, en algunos casos como en pastizales productivos, también se ha observado que el pastoreo de alta intensidad también podría favorecer la proliferación de especies con tejidos de alta calidad, cambios en la alocaación de nutrientes, y/o crecimiento compensatorio; o bien como ocurre en el caso del pastoreo de renos en la tundra, por el consumo de especies dominantes de menor calidad (McNaughton 1979; Bardgett y Wardle 2003; Pastor *et al.* 2006; Garibaldi *et al.* 2007). Las dos alternativas de cambio en la calidad de tejidos de la broza pueden ocurrir tanto en diferentes ecosistemas, como dentro del mismo tipo de sistema de acuerdo al tipo y diversidad de herbívoros y/o heterogeneidad de la vegetación (Pastor *et al.* 2006; du Toit y Olff 2014), y por lo tanto según la escala espacial y temporal en cuestión.

Una simplificación muy utilizada es clasificar los efectos de los herbívoros sobre la vegetación en grupos de especies que presentan una “dinámica creciente” o “decreciente”, según incrementen o reduzcan su abundancia relativa con el pastoreo. Sin embargo, como se ha remarcado anteriormente, las respuestas funcionales de las especies en la comunidad pueden ser complejas (Wesuls *et al.* 2013; Cingolani *et al.* 2005). Por ejemplo, en diversos ecosistemas leñosos se ha observado que luego de varios años de introducidos los herbívoros, la estructura dominante se mantuvo prácticamente intacta (Milchunas *et al.* 1993; Augustine y McNaughton 1998; Cipriotti y Aguiar 2005; Carrera *et al.* 2008; Mason *et al.* 2010). Dicho comportamiento “estático” en la composición y abundancia de parte de la comunidad podría asociarse a formas de vida longevas, cuyo follaje se encuentra fuera del alcance de los herbívoros o presenta muy baja palatabilidad. También podría asociarse a especies con una baja susceptibilidad a cambios en las interacciones con otras especies (i.e. competencia). Este tipo de especies dominantes conferirían estabilidad a los ecosistemas (Grime 1998; Ellison *et al.* 2005).

En sistemas herbáceos se ha observado que la magnitud de cambios en la composición de la vegetación asociados al pastoreo varía en forma relativamente predecible entre sistemas de diferente productividad (Milchunas y Lauenroth 1988; Proulx y Mazumder 1998; Chase *et al.* 2000; Cingolani *et al.* 2005). Dicha predictibilidad se asociaría en parte a los rasgos dominantes de la vegetación y su interacción con la herbivoría (Coley *et al.* 1985; Olff y Ritchie 1998; Cingolani *et al.* 2005). En general los sistemas naturales más productivos son los que presentan mayor consumo por herbívoros (Oesterheld *et al.* 1992; Cebrian y Lartigue 2004; Frank *et al.* 2006). La vegetación en estos sistemas presenta a su vez una alta sensibilidad a la herbivoría, dado que la presión evolutiva de la alta competencia por luz generaría rasgos que a su vez confieren vulnerabilidad al pastoreo, como entrenudos largos y asignación de reservas en órganos aéreos (Oesterheld *et al.* 1999). En estos ambientes relativamente húmedos, el pastoreo favorece secuencias de cambio que involucran no sólo el reemplazo de unas especies por otras, sino que puede modificar tanto la composición como la estructura de las comunidades (Milchunas y Lauenroth 1993). El reemplazo de especies sería mucho menor en ambientes de baja productividad con condiciones de aridez, donde se seleccionan rasgos que confieren cierta resistencia al pastoreo (Adler *et al.* 2004). A su vez en estos sistemas menos productivos existen procesos de facilitación entre especies relacionados a la protección anti-herbívoro y normalmente un menor número de especies disponibles en el pool regional con

habilidades competitivas para establecerse en dichos ambientes (Olf y Ritchie 1998; Michalet *et al.* 2006; Oesterheld y Semmartin 2011).

Existe abundante evidencia que sostiene la hipótesis que los efectos del pastoreo sobre la composición de especies vegetales se incrementan con la productividad o la humedad ambiental (Chase *et al.* 2000; Anderson *et al.* 2007; Randall y Walters 2011; Lezama *et al.* 2014; Francini *et al.* 2014). Sin embargo, también se han observado patrones variables para los efectos del pastoreo sobre la productividad primaria y la diversidad vegetal. Otros factores, como la escala de análisis, la identidad de los grupos funcionales y el rango de variación ambiental considerado, también afectan la respuesta al pastoreo (Proulx y Mazumder 1998; Oesterheld *et al.* 1999; Hawkess y Sullivan 2001; Cingolani *et al.* 2003, 2005; Suzuki *et al.* 2013; Lezama *et al.* 2014). Los efectos observados dependen además del tipo de herbívoro considerado (Pastor *et al.* 2006; du Toit y Olf 2014). Por ejemplo, en los sistemas ganaderos (manejados), se observó que el consumo de la vegetación herbácea y la productividad secundaria se incrementaban desde las zonas áridas hacia las subhúmedas, pero disminuyeron entre las subhúmedas y húmedas. Este patrón no-lineal fue diferente al patrón lineal observado en sistemas naturales con herbívoros silvestres (Irisarri *et al.* 2014).

A escala local, los efectos del pastoreo pueden variar entre parches de vegetación, tanto según la selección en el consumo sea alta o baja, y de acuerdo al grado de susceptibilidad de la unidad de vegetación utilizada y al patrón preexistente de la vegetación (Adler *et al.* 2001; Chaneton 2005; Frank *et al.* 2006). En algunos sistemas se ha observado que el pastoreo no sólo puede cambiar la composición general de la vegetación sino cómo están ubicadas esas especies en el espacio, y por lo tanto alterar la heterogeneidad de la vegetación y el microambiente asociado (Bisigato y Bertiller 1997; Chaneton 2005; Bertiller *et al.* 2009). En otros sistemas, si bien el pastoreo no genera un cambio estructural en la vegetación, existirían diferencias en su interacción con los distintos parches que la componen (Cipriotti y Aguiar 2005). A su vez, según la escala considerada el pastoreo puede incrementar o disminuir la heterogeneidad de la vegetación (Adler *et al.* 2001; Chaneton 2005), por lo que ambas dimensiones pueden tener implicancias en el funcionamiento de los ecosistemas. Particularmente en los sistemas áridos y semiáridos el patrón espacial de la vegetación tiene un rol fundamental en su funcionamiento (Aguiar y Sala 1999); por lo que resulta altamente relevante considerar su interacción con disturbios como el pastoreo (Schlesinger *et al.* 1990; Cipriotti y Aguiar 2005).

1.3.2. Efectos de los herbívoros sobre el ambiente

Los herbívoros también generan cambios en el ambiente biótico y abiótico, a partir de las perturbaciones en la cobertura del suelo, los impactos físicos (i.e. pisoteo) y el aporte de deyecciones y orina (Augustine y McNaughton 1998). Todos estos cambios alteran propiedades edáficas como la aireación, humedad, temperatura y erodabilidad y la distribución espacial y temporal de los nutrientes; y afectan directa e indirectamente a la comunidad biótica del suelo y a sus funciones (Pastor *et al.* 1993; Bardgett *et al.* 1998; Taboada *et al.* 2011; Schrama *et al.* 2013; Francini *et al.* 2014; Stark *et al.* 2015). También se ha observado que los efectos del pastoreo sobre el ambiente biótico y abiótico local varían entre sistemas con distinta fertilidad o productividad, aunque no se han identificado aún patrones generales (Wardle *et al.* 2001; Piñeiro *et al.* 2010; Schrama *et al.* 2013; Francini *et al.* 2014; Eldridge *et al.* 2016).

Particularmente la influencia del pastoreo sobre la disponibilidad de C y N en el suelo ha sido ampliamente estudiada en distintos ecosistemas, y en general se observaron efectos tanto positivos como negativos, dependiendo del balance entre los diferentes controles involucrados (Augustine y McNaughton 2006; Pastor *et al.* 2006; Piñeiro *et al.* 2010; Chen *et al.* 2015; Eldridge *et al.* 2016). También se observaron cambios en la distribución espacial de los nutrientes en distintas escalas (Derner *et al.* 1997; Rossignol *et al.* 2011). En coincidencia con la descripción anterior, dichos efectos pueden variar entre ecosistemas de productividad o riqueza de nutrientes contrastantes (Augustine y McNaughton 2006; Bakker *et al.* 2009; Schrama *et al.* 2013). Por ejemplo se observó que el efecto de herbívoros sobre la disponibilidad de N en el suelo de diferentes pastizales se asociaba en forma positiva a la relación C:N en los tejidos vegetales (Bakker *et al.* 2009). Mientras que otro estudio remarca que los efectos del pastoreo en la mineralización de N en suelos con diferentes niveles de humedad en parte dependerán del nivel de cambio en la densidad aparente del suelo asociado al tipo de textura (Schrama *et al.* 2013).

Sin embargo, y a pesar de la gran cantidad de trabajos que han estudiado los efectos de los herbívoros en las propiedades del suelo, la alta complejidad de los controles involucrados constituye una dificultad para identificar mecanismos generales que permitan predecir los efectos del pastoreo en ambientes contrastantes (Augustine y McNaughton 2006; Piñeiro *et al.* 2010; Schrama *et al.* 2013; Stark *et al.* 2015). No obstante, varios trabajos remarcen que el efecto del pastoreo sobre el contenido y distribución de N en el suelo estaría altamente influenciado por su efecto sobre la vegetación (Derner *et al.* 1997; Ritchie *et al.* 2014; Bakker *et al.* 2009; Rossignol *et al.* 2011). La conexión entre ambos radica, en parte en el proceso de descomposición de la hojarasca y en parte en su vínculo con la dinámica y estabilización de nutrientes en el suelo (Castellano *et al.* 2015; Cotrufo *et al.* 2015).

1.3.3. Evidencias del efecto de los herbívoros sobre la descomposición de hojarasca

Los cambios inducidos por el pastoreo sobre la vegetación y el ambiente tienen repercusiones directas e indirectas en el proceso de descomposición de los residuos vegetales (Pastor *et al.* 1997, 2006; Bardgett y Wardle 2003). En las últimas dos décadas se ha generado información en distintos tipos de ecosistemas respecto a dichos controles (Tablas 1.1 y 1.2). La mayoría de las evidencias proviene de sistemas de pastizal húmedo y semiárido, arbustales semiáridos, bosques boreales y tundra. En general se han realizado comparaciones entre condiciones de clausura y pastoreo, o gradientes de intensidad de pastoreo, y algunas evaluaciones experimentales bajo condiciones controladas (i.e. microcosmos).

Los efectos del pastoreo en la descomposición mediados por cambios en las condiciones del ambiente en general variaron según el tipo de vegetación dominante del sistema de estudio (Tablas 1.1 b y 1.2 b). En sistemas herbáceos, en bosques boreales y la tundra en general los efectos tendieron a acelerar las tasas de descomposición, mientras que en sistemas con leñosas en general se observaron tasas más lentas bajo pastoreo. Se ha propuesto que el tipo de herbívoros dominante del ecosistema (Pastor *et al.* 2006), el tipo de suelo asociado a dichos sistemas, y/o la dominancia de comunidades fúngicas o bacterianas en los suelos pueden determinar la diferente dirección (Bardgett y Wardle 2003; Schrama *et al.* 2013; Stark *et al.* 2015). Sin embargo, aún no se cuenta con generalizaciones sólidas al respecto.

Los efectos del pastoreo mediados por cambios en la vegetación a través de calidad de la broza fueron más variables entre sistemas (Tablas 1.1 a y 1.2 a). Cebrian y Lartigue (2004) sostienen que la calidad de los tejidos de los productores es el principal control de la estructura trófica de los ecosistemas terrestres, por lo que cambios en las cadenas tróficas -como el incremento del pastoreo en este caso- puede alterar el funcionamiento de los ecosistemas. Existen modelos teóricos que postulan que los rasgos que confieren resistencia al pastoreo también controlarían la degradación de los tejidos vegetales senescentes por los microorganismos. Por lo tanto, las especies más palatables para los herbívoros se descompondrían más rápidamente (Grime *et al.* 1996; Pastor y Cohen 1997; Bardgett y Wardle 2003). Sin embargo acorde a las evidencias disponibles, pueden observarse tanto efectos positivos como negativos en la calidad de la broza que ingresa al suelo, según el tipo de cambio en la composición de especies vegetales que genere el pastoreo (Bardgett y Wardle 2003; Pastor *et al.* 2006; Stark *et al.* 2015; Tablas 1.1 y 1.2). Al mismo tiempo, resulta difícil realizar comparaciones entre estudios, dado que algunos han evaluado mezclas de broza colectadas en cada condición de pastoreo (Tablas 1.1 y 1.2, tipo de sustrato “x”) y otros especies individuales asociadas con su comportamiento “creciente” o “decreciente” con el pastoreo (Tablas 1.1 y 1.2, tipo de sustrato “y”).

También se ha observado que las diferencias en la calidad de especies crecientes y decrecientes con el pastoreo, y su descomponibilidad, varían entre ecosistemas de productividad contrastantes, siendo más importante el efecto en el sistema más productivo (Semmartin *et al.* 2004). A su vez, algunos trabajos han evaluado la interacción de los efectos del pastoreo en diferentes parches de vegetación (Vaieretti *et al.* 2010, 2013; Carrera *et al.* 2008, 2013; Suzuki *et al.* 2014), y en general se han observado mayores impactos con niveles crecientes de intensidad de pastoreo (Shariff *et al.* 1994; Biondini y Manske 1996; Olofsson *et al.* 2004; Fornara y Du Toit 2008; Giese *et al.* 2009; Chillo y Ojeda 2014). Por otra parte, si bien el pastoreo suele modificar la biomasa subterránea total, no se han detectado efectos definidos sobre la descomposición de las raíces (e.g. Semmartin *et al.* 2008; Giese *et al.* 2009).

Algunos estudios evaluaron en forma conjunta los efectos del pastoreo sobre la descomposición mediados por cambios en la calidad de la broza y en las condiciones del ambiente (Tablas 1.1 c y 1.2 c). En los estudios realizados en bosques boreales y tundra, en general se observa una coincidencia en la dirección de los efectos mediados por ambas vías (vegetación y ambiente), mientras que en los estudios realizados en pastizales no ocurre lo mismo. Asimismo, unos pocos trabajos han considerado el estudio de la interacción de ambas vías a través de experimentos de trasplantes recíprocos (“TR”) de hojarasca entre ambientes pastoreados y no pastoreados. Dicho enfoque se asociaría a la posible existencia de una afinidad de los descomponedores del suelo por degradar la broza (sustrato) producida ‘*in situ*’, comparada con broza producida ‘*ex situ*’, un fenómeno también conocido como *home-field advantage* (Gholz *et al.* 2000; Austin *et al.* 2014). Aunque en general los patrones observados en el contexto de estudios de pastoreo no han sido consistentes, se ha observado que dicha afinidad puede darse en diversos sistemas y que estaría fuertemente determinada por las diferencias en la composición y calidad de la broza local vs. foránea (Veen *et al.* 2015). Finalmente, en los estudios que evaluaron también la dinámica del N durante la descomposición (balance liberación-retención de N), los efectos del pastoreo no siempre concordaron con los efectos observados para la tasa de descomposición (e.g. Shariff *et al.* 1994; Olofsson *et al.* 2004).

1.3.4. Pastoreo y descomposición en ecosistemas templados de Argentina

Si bien se ha avanzado en el estudio del reciclado de nutrientes en distintos ecosistemas de la Argentina (e.g. Mazzarino *et al.* 1998; Díaz y Cabido 2001; Austin y Vivanco 2006; Bertiller *et al.* 2006; Pucheta *et al.* 2006; Pérez Harguindeguy *et al.* 2008), los estudios respecto a los efectos del pastoreo doméstico aún resultan escasos (e.g. Abril *et al.* 2005; Golluscio *et al.* 2009; Piñeiro *et al.* 2010; Taboada *et al.* 2011; Vaieretti *et al.* 2013). En particular, en los últimos años varios trabajos han explorado los efectos del pastoreo en el proceso de descomposición. Moretto *et al.* (2001), en un pastizal del Distrito del Caldenal, observaron que la descomposición de hojarasca de hojas y raíces una especie “palatable” (*Poa ligularis*) era más rápida que la de una “no palatable” (*Stipa gynerioides*). Posteriormente, en el mismo sistema (Moretto y Distel 2003) también observaron que la mayor descomposición se producía en los parches dominados por la especie con mayor calidad (*Poa ligularis*). Los autores infirieron que el reemplazo de dichos pastos por especies de menor calidad inducido por el pastoreo selectivo implicaría una reducción en la tasa de reciclado de nutrientes del ecosistema (Moretto y Distel 2003).

En un pastizal de la Pampa Deprimida, Garibaldi *et al.* (2007) utilizaron especies crecientes y decrecientes con el pastoreo en un experimento de trasplantes recíprocos en sitios bajo pastoreo y bajo clausura. Observaron que la broza de hierbas promovidas por el pastoreo se descompuso más rápidamente, pero no se encontraron diferencias entre las especies crecientes y decrecientes en el caso de los pastos, aunque sí entre tipos de metabolismo C3 y C4. En el mismo sistema, Semmartin *et al.* (2008) detectaron diferencias en la descomposición de la broza foliar y radical debidas a la identidad de las especies, su origen y el sitio de incubación (pastoreo *vs.* clausura), para dos pastos tolerantes de la Pampa Ondulada, pero no observaron efectos de afinidad. El estudio mostró además que los efectos del pastoreo fueron significativos para la descomposición de biomasa aérea, pero no la biomasa subterránea de esas especies (Semmartin *et al.* 2008).

En pastizales de las Sierras de Córdoba también se estudiaron los cambios estructurales de la vegetación debidos a la influencia del pastoreo bovino. Vaieretti *et al.* (2010) estudiaron la descomposición de dos sustratos comunes (*Poa sp.* y papel de filtro) en parches de alta calidad y de baja calidad generados por la selección de herbívoros en sitios pastoreados, aunque no observaron diferencias debidas al pastoreo. En otro trabajo, Vaieretti *et al.* (2013) evaluaron la descomposición de hojarasca y heces en tres parches asociados a diferentes intensidades de pastoreo. A su vez estudiaron las diferencias en descomposición debidas a la calidad de la broza en un jardín común y a las condiciones del ambiente con un sustrato común. Si bien en el jardín común se observó una mayor descomposición de la broza de parches pastoreados, este patrón no fue observado en el campo. Los autores sugirieron que el efecto positivo del pastoreo sobre el reciclado de C de la hojarasca habría sido enmascarado por otros efectos del pastoreo en el ambiente de descomposición (Vaieretti *et al.* 2013).

En sistemas leñosos del Monte Patagónico, los estudios se han concentrado en los efectos del pastoreo ovino en la descomposición mediados por la estructura del canopeo. Carrera *et al.* (2008) observaron una menor tasa de descomposición y una mayor liberación de N en sitios con pastoreo ovino que en una clausura y lo asociaron a la mayor dominancia de arbustos en la hojarasca de las áreas pastoreadas. Carrera y Bertiller (2013) en un experimento de microcosmos confirmaron las diferencias en la

descomposición debidas a cambios en la calidad de hojarasca, independientemente del contenido de N en el suelo, aunque con una dirección opuesta a la observada a campo (Tabla 1.2). Prieto *et al.* (2011) en el mismo sistema observaron que el pastoreo afectaba negativamente la actividad microbiana mediante impactos físicos, aporte de heces y orina, y efectos en la cobertura de pastos perennes; e infirieron que como consecuencia enlentecerían la descomposición de materia orgánica y la liberación de nutrientes. Finalmente, en la región central del Monte en Mendoza, Chillo y Ojeda (2014) observaron una reducción de la tasa descomposición de un sustrato común asociada a la intensidad creciente de pastoreo generada por la distancia a la fuente de agua.

Por otro lado, en ecosistemas de bosque, al momento no se han reportado estudios de descomposición relacionados con el efecto del pastoreo. Gobbi y Raffaele (2010) realizaron un estudio del mantillo en un bosque de coihue en el Lago Falkner (PN Nahuel Huapi) observando el efecto del pastoreo (comparando con áreas clausuradas al ganado por 18 años), y detectaron reducciones del 50 % en la biomasa de hojas, ramas y troncos en el mantillo (especialmente de *Nothofagus dombeyi* y *Chusquea culeou*), y del 95 % en frutos (principalmente de *Osmorhiza chilensis*) en las parcelas pastoreadas. Contrariamente, en la Isla Victoria del Lago Nahuel Huapi, Bariloche, Relva *et al.* (2014) no detectaron diferencias debidas al pastoreo de ciervos en la calidad ni la cantidad de hojarasca, al comparar con áreas clausuradas por 7 años.

En lo que respecta a gradientes ambientales relacionados con el efecto del pastoreo en la descomposición, el único trabajo es el de Semmartin *et al.* (2004) - mencionado en la sección anterior-. Los autores compararon en un microcosmos la dinámica del reciclado de nutrientes en especies crecientes y decrecientes con el pastoreo, pero originadas en distintos ecosistemas a lo largo de un gradiente de precipitaciones de 900 mm (Estepa distrito occidental, Caldenal, Pampa deprimida). Observaron que si bien había diferencias debidas a la calidad de los sustratos, la magnitud y dirección de esas diferencias dependía del contexto ecosistémico donde se habían originado (Tabla 1.1 a). En este trabajo se sugiere que los cambios serían más importantes cuando hay un reemplazo de grupos funcionales debidos al pastoreo (por ej. pastos por dicotiledóneas herbáceas en sistemas húmedos), que cuando se trata de cambios de especies dentro del mismo grupo funcional, como en los casos de pastos crecientes vs. decrecientes (Semmartin *et al.* 2004).

Tabla 1.1. Estudios referidos al efecto del pastoreo de grandes ungulados sobre el proceso de descomposición de hojarasca aérea de ecosistemas dominados por plantas herbáceas. Las referencias se clasificaron de acuerdo a si consideraron los efectos mediados por cambios en la composición de la vegetación y/o las condiciones ambientales del sitio de descomposición.

Sistema y Herbívoro	PMA (mm)	Tipo de estudio	Sustrato	Efecto (k)	Efecto (%N liberado)	Referencia
a) Efectos mediados por la vegetación						
Gradiente de productividad, ovejas y vacas, Argentina.	150 - 1000	Mesocosmos	y	árido y semiárido: -; húmedo: +	árido: 0; semiárido: -; húmedo: +	Semmartin <i>et al.</i> 2004
b) Efectos mediados por el ambiente						
Trigo, vacas. Brasil.	2073	Gradiente de P (tiempos de ocupación)	z	+	0	Assmann <i>et al.</i> 2014
Pastura y Soja, vacas. Brasil.	1850	Gradiente de P (altura en pastura) vs. control sin pastoreo	z	pastura: +; soja: 0	n/a	Assmann <i>et al.</i> 2015
Pastizal húmedo, vacas. Argentina.	924	Parches con distinta intensidad de P	z	incierto (+)	n/a	Vaieretti <i>et al.</i> 2010
Pastizal semiárido, vacas. E. E. U. U.	432	C 10 años vs. P moderado e intenso	z	P intenso: 0; P moderado: +	P intenso: 0; P moderado: -	Shariff <i>et al.</i> 1994
Pastizal semiárido, vacas. E. E. U. U.	400	C 30 años vs P rotativo largo y corto	z	0 (+)	+	Biondini y Manske 1996
c) Efectos mediados por la vegetación y el ambiente						
Pastizal húmedo, vacas. Argentina.	990	C 18 años vs. P (TR)	y	veg: +/- ; amb: +; v x a: *	veg: +; amb: +; v x a: 0	Garibaldi <i>et al.</i> 2007
Pastizal húmedo, vacas. Argentina.	960	C 18 años vs. P (TR)	y	veg: - /+; amb x origen x especie: *	veg: + /-; amb: +; v x a: *	Semmartin <i>et al.</i> 2008
Pastizal húmedo, vacas. Argentina.	900	Parches con distinta intensidad de P (in situ) y jardín común (jc)	x, z	veg: jc: +; <i>in situ</i> : incierto	veg jc: +; <i>in situ</i> : incierto	Vaieretti <i>et al.</i> 2013
Pastizal semiárido, vacas y jacks. China.	500	Manipulativo con y sin P ovino (corto plazo)	x	veg: 0; amb: +	n/a	Luo <i>et al.</i> 2010
Pastizal semiárido, ovejas. China.	336	C 25 años vs. P moderado e intenso	x, z #	veg: 0 (+); amb: 0 (+)	veg: 0; amb: 0	Giese <i>et al.</i> 2009
Pastizal de altura, vacas. Suiza.	300	Laboratorio y a campo leve vs. intenso	x	veg: +; amb: 0	n/a	Güsewell <i>et al.</i> 2005
Pastizal semiárido, ovejas. China.	300	C 3 años vs. P y corte	x	veg y amb: +/-	n/a	Wang <i>et al.</i> 2015

Nota: PMA: Precipitación media anual; C: Clausuras; P: Pastoreo; TR: Experimento de trasplantes recíprocos; k: Tasa de descomposición; %N : Liberación de Nitrógeno durante la descomposición de broza jc: Experimento de jardín común; veg: Efecto mediado por la calidad de la vegetación; amb: Efecto mediado por las condiciones del ambiente; v x a: interacción de vías vegetación y ambiente. Tipo de sustrato: x) Mezcla de broza de áreas con y sin pastoreo; y) Especies crecientes y decrecientes; z) Sustrato común (exógeno o local). Efectos: -: inhibición; +: promoción (tasa de descomposición menor o mayor con pastoreo que sin pastoreo, respectivamente); 0: neutro (sin cambios en la tasa de descomposición asociados al pastoreo); los signos entre paréntesis indican tendencias no significativas o no consistentes; los asteriscos indican cuando se observó una interacción sustrato x sitio significativa; n/a: no se atribuye un efecto porque no fue medido en el trabajo original. # se utilizó broza aérea + subterránea. Solo se incluyeron trabajos sobre descomposición de hojarasca y herbívoros ungulados. El contenido no pretende ser exhaustivo.

Tabla 1.2. Estudios referidos al efecto del pastoreo o ramoneo de grandes ungulados sobre el proceso de descomposición de hojarasca aérea en ecosistemas dominados por plantas leñosas. Las referencias se clasificaron de acuerdo a si consideraron los efectos mediados por cambios en la composición de la vegetación y/o las condiciones ambientales del sitio de descomposición.

Sistema y Herbívoro	PMA (mm)	Tipo de Estudio	Sustrato	Efecto (k)	Efecto (% N)	Referencia
a) Efectos mediados por la vegetación						
Bosque templado, ciervos y cabras. Nueva Zelanda.	1100-5900	Bioensayo de laboratorio	x	-	0	Wardle <i>et al.</i> 2002
Arbustal semiárido, vacas. Argentina.	400	C 20 años	y	-	-	Moretto <i>et al.</i> 2001
Arbustal semiárido, ovejas. Argentina.	236	Microcosmos	x	-	n/a	Carrera y Bertiller 2013
b) Efectos mediados por el ambiente						
Bosque templado, ciervos. Japón.	2500	C 3 años vs. P (con y sin cobertura arbórea)	z	(-) "gap" P, efecto temporario	(-) "gap" P, efecto temporario	Suzuki <i>et al.</i> 2014
Tundra, renos. Noruega.	1000	Clausuras 40 años vs. intensidades de P	z	+	-	Olofsson <i>et al.</i> 2004
Bosque boreal, renos. Finlandia.	525	C 30 años vs. P	z	-	+	Stark <i>et al.</i> 2000
Arbustal semiárido, vacas y ovejas. Australia.	554	C 6-25 años vs. P continuo y rotativo	z	-/0 (según sustrato)	n/a	Lindsay y Cuhningham 2009
Bosque boreal, renos. Finlandia.	330	C 22-83 años vs. P	z	-	+	Stark <i>et al.</i> 2010
Tundra, alces, E.E. U.U.	216-343	C 3 meses a 3 años vs. pastoreo	z	0	0	Menezes <i>et al.</i> 2001
Arbustal semiárido, vacas. Argentina	343	C 37 años vs. Intensidad de P	z	-	n/a	Chillo y Ojeda 2014
c) Efectos mediados por la vegetación y el ambiente						
Tundra, renos. Noruega.	1031	C 39 años vs. P (TR)	y	veg: +; amb: +; v x a: *	veg: +; amb: +; v x a: *	Olofsson y Oksanen 2002
Savana, jiraf., antílopes, elefantes. Sudáfrica.	560	Intensidad de P (dist. aguada)	x, z	veg: -; amb: 0; especie x amb: *	veg: -	Fornara y Du Toit 2008
Bosque boreal, renos. Finlandia.	500	No P vs. P (invierno vs. verano) (TR)	x	veg: +; amb: +; v x a: 0	veg: +; amb: -; v x a: 0	Stark <i>et al.</i> 2007
Bosques Taiga, alces y liebres. E. E. U. U.	275	C 6 años vs. P. Laboratorio	x, z	veg (lab): + a: +	n/a	Kielland <i>et al.</i> 1997
Arbustal semiárido, ovejas. Argentina.	236	C11 años vs. P	x	veg y amb: +	veg y amb: -	Carrera <i>et al.</i> 2008

Nota: ver en Tabla 1.1.

1.4. SÍNTESIS Y PERSPECTIVAS

En las últimas dos décadas se ha generado una gran cantidad de información, tanto en Argentina como en otras partes del mundo, en lo que respecta al efecto del pastoreo en los ecosistemas y a su conexión con los controles del reciclado de C y N durante la descomposición. En general, esos estudios apoyan la idea que la influencia del pastoreo en el proceso de descomposición puede estar mediada tanto por cambios en la vegetación y la calidad de la hojarasca como en las condiciones ambientales del sitio, o por su interacción. Además, las evidencias disponibles apuntan a que el pastoreo puede actuar como factor acelerador o desacelerador de la descomposición y el reciclado de N. Sin embargo estos efectos han sido poco evaluados en conjunto.

Los modelos conceptuales que asocian la descomposición y el reciclado de nutrientes con el pastoreo de ungulados generados por Pastor *et al.* (1997, 2006), Augustine y McNaughton (1998) y Bardgett y Wardle (2003), han considerado los efectos del pastoreo en la comunidad vegetal y el ambiente, pero han puesto el énfasis en los cambios en la vegetación. Estos modelos sugieren la existencia de patrones opuestos (aceleración vs. desaceleración) para sistemas de alta y baja productividad, y para ecosistemas dominados por distintos tipos de herbívoros (grandes rumiantes vs. otros vertebrados). Sin embargo, aún resulta difícil obtener una síntesis definitiva del problema. La mayor dificultad que se presenta es que la diversidad de evidencias disponibles proviene de sistemas contrastantes, con historias biogeográficas diferentes y fueron obtenidas con protocolos experimentales muy distintos. Estos aspectos son notables especialmente en lo que respecta a la escala de heterogeneidad de la vegetación y ambiental consideradas y a los tipos de sustratos utilizados. Dichas limitaciones impiden realizar predicciones claras para identificar los ecosistemas o contextos cuyo funcionamiento sería más susceptible a ser alterado por el pastoreo doméstico.

Los efectos del pastoreo sobre la calidad de hojarasca han sido evaluados mediante dos enfoques, comparando especies de abundancia “creciente” y “decreciente” con el pastoreo (e.g. Semmartin *et al.* 2004), o bien utilizando el conjunto de hojarasca recolectada en sitios con y sin influencia del pastoreo (tipos de sustrato “y” y “x” respectivamente, Tablas 1.1 y 1.2). Como se ha remarcado anteriormente, entre ambas opciones existe un gradiente importante de variaciones según el tipo de sistema y la susceptibilidad de las especies que conforman la comunidad (Wesuls *et al.* 2013). Las interacciones entre sustratos que pueden ocurrir durante la descomposición podrían influir significativamente sobre el efecto final (Chapin *et al.* 2000; Díaz y Cabido 2001; Gessner *et al.* 2010). También cuando determinado tipo de hojarasca presenta una alta dominancia en la comunidad, sus rasgos pueden enmascarar la observación de efectos sobre parte de la vegetación y la dinámica de descomposición de sus tejidos (Mason *et al.* 2010; Barantal *et al.* 2011). Los ecosistemas pueden presentar variaciones internas en la descomposición asociadas a la estructura y composición heterogénea, por ejemplo moldeada por las especies leñosas dominantes y las especies subordinadas (Grime 1998; Cipriotti y Aguiar 2005; Carrera *et al.* 2008; Mason *et al.* 2010). La consideración de este tipo de variaciones puede resultar relevante para el estudio de los impactos del pastoreo en el funcionamiento de los ecosistemas y su biodiversidad (Gessner *et al.* 2010; Bradford *et al.* 2016). Por lo tanto, para simplificar dichas variaciones puede resultar informativo considerar que la vegetación suele comprender dos grandes componentes, “estáticos” y “dinámicos”, que muestran una baja o alta susceptibilidad en su composición y abundancia frente al pastoreo crónico (Figura 1.1).

Por otro lado, aún se conoce poco sobre la variación de los efectos del pastoreo sobre las condiciones del ambiente y la calidad de la vegetación según la escala considerada (Adler *et al.* 2001), incluyendo diferencias entre parches de vegetación (Frank y Groffman 1998; Vaieretti *et al.* 2013) o a lo largo de gradientes ambientales de precipitación (Semmartin *et al.* 2004). La escala de la heterogeneidad de la vegetación comprendida por el estudio determinaría el grado de cambio de la composición funcional bajo el impacto del pastoreo. Escalas espacialmente más extensas (e.g. geográficas) involucran conjuntos de especies funcionalmente más diversos, mientras que en escalas más detalladas (e.g. dentro de una comunidad), implican gradientes de composición más limitados. En forma equivalente, el impacto del pastoreo sobre las condiciones ambientales para la descomposición sería más evidente a escalas más detalladas (o de mayor resolución) que a escalas menos detalladas (o de menor resolución), ya que en las segundas el pastoreo no puede modificar los factores abióticos activos (e.g. temperatura media y precipitación) (Senft *et al.* 1987; Chaneton 2005). Por esta razón, la fuerza relativa de los efectos del pastoreo sobre la descomposición por cambios en la calidad de broza y en las condiciones del ambiente de descomposición, podría cambiar con la escala espacial y el grado de heterogeneidad funcional de la vegetación comprendida por el análisis (Figura 1.1).

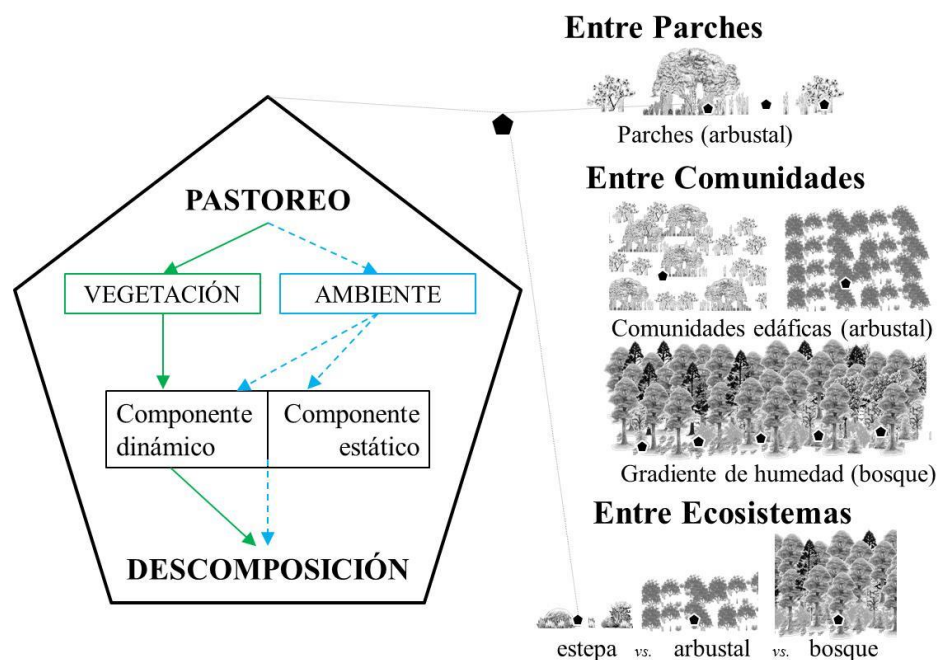


Figura 1.1. Diagrama conceptual del enfoque de la tesis. A la izquierda se muestran en cuadros dentro del pentágono los elementos de cada sistema considerados para evaluar el efecto del pastoreo sobre la descomposición de hojarasca: las vías a través de los efectos sobre la calidad de la vegetación (líneas continuas) y cambios en las condiciones del ambiente (líneas discontinuas). A la derecha se esquematizan los diferentes niveles jerárquicos considerados en la tesis. Los símbolos (pentágonos negros) indican los diferentes contextos en los que se evaluaron experimentalmente las vías de efecto del pastoreo doméstico.

1.5. OBJETIVO E HIPÓTESIS GENERAL

El **objetivo general** de esta tesis es evaluar, en distintos contextos y niveles jerárquicos, la importancia relativa de los cambios de largo plazo en la composición de la vegetación y las condiciones ambientales, como mecanismos intermediarios del impacto del pastoreo doméstico sobre el reciclado de carbono (C) y nitrógeno (N) durante la descomposición de materia orgánica en ecosistemas dominados por plantas leñosas.

La **hipótesis general** de esta tesis postula que la importancia relativa de los cambios en la composición de la broza vegetal como mediador del efecto del pastoreo sobre la descomposición decrece a medida que se incrementa el nivel de detalle (resolución) espacial considerado. A escalas espaciales de mayor detalle, el impacto del pastoreo sobre la descomposición es mediado no sólo por la calidad de la broza, sino también por los cambios en las condiciones ambientales (abióticas o bióticas) del sitio inducidos por los propios herbívoros. Esta idea se apoya sobre dos premisas: i) la heterogeneidad funcional de la vegetación es mayor a escalas menor resolución espacial (i.e. región - paisaje - comunidad); ii) el pastoreo modifica fuertemente las propiedades ambientales a escalas de mayor resolución (i.e. parches de vegetación).

1.6. ENFOQUE CONCEPTUAL E HIPÓTESIS PARTICULARES

En esta tesis se evaluaron los efectos del pastoreo sobre la dinámica de la descomposición de broza por medio de la comparación de sitios pastoreados y no pastoreados, y la exploración de hipótesis particulares para distintos contextos ecosistémicos y escalas de heterogeneidad (Figura 1.1). En todos los estudios se clasificó a la vegetación local en dos componentes: dinámico y estático, y se evaluó el impacto del pastoreo por dos vías de efectos: vegetación y ambiente (Hawkes y Sullivan 2001; du Toit y Olf 2014). Los estudios que abarcó esta tesis se presentan en cuatro capítulos, cada uno referido a distintos contextos ecológicos (Figura 1.1).

1.6.1. Componentes de la vegetación

Se definieron dos componentes de la vegetación según su sensibilidad de cambio ante el impacto histórico del pastoreo. El componente el "dinámico" representa aquellas especies cuya abundancia fue modificada por la presencia histórica del pastoreo. El componente "estático" corresponde a aquella/s especie/s que no presentaron indicios de cambios definidos en su abundancia luego de una historia prolongada de pastoreo. Esta clasificación permitió evaluar el efecto aislado del pastoreo sobre los componentes más sensibles del sistema ("dinámicos"), evitando un posible efecto de enmascaramiento asociado con la alta proporción de la broza total aportada por la vegetación estática dominante. La consideración del componente estático es un aspecto muy relevante en sí mismo, ya que tendría un rol central en el funcionamiento de los ecosistemas al representar una gran proporción de la broza producida y depositada en el suelo por las plantas (Grime 1998, Ellison *et al.* 2005). Su relativa estabilidad ante el disturbio por pastoreo constituye un aspecto fundamental para evaluar los efectos del pastoreo sobre la descomposición a escala del ecosistema.

1.6.2. Vías del impacto del pastoreo

Para examinar el impacto del pastoreo, se consideraron dos vías de acción de los herbívoros. La primera vía está representada por los efectos mediados por los cambios en la vegetación, que implican diferencias en la calidad de la broza que ingresa al suelo (ver sección 1.3.1). Dichas diferencias fueron categorizadas por mezclas de especies “dinámicas” provenientes de áreas excluidas o sometidas al pastoreo doméstico durante un largo plazo. En esta tesis se trabajó bajo el supuesto general que el pastoreo no altera la calidad del componente “estático” del sistema. La segunda vía corresponde a los efectos mediados por el ambiente y que implican cambios en las condiciones del sitio y pueden reflejar la alteración de la estructura de la vegetación y la susceptibilidad del suelo a impactos físicos y químicos (Schrama *et al.* 2013; ver sección 1.3.2). Dichos cambios se analizaron en forma integrada mediante el contraste de ambientes con o sin pastoreo doméstico, tanto para los componentes dinámicos como estáticos de la vegetación. Esas vías de efecto pueden actuar en forma aditiva o independiente, o bien pueden interactuar generando efectos no aditivos (interacción sustrato x sitio), por ejemplo, si existe “afinidad” de los descomponedores del suelo por la hojarasca producida “in situ” (Gholz *et al.* 2000; Austin *et al.* 2014; Veen *et al.* 2015).

1.6.3. Hipótesis particulares

Según el marco conceptual planteado en la Figura 1.1, el pastoreo afecta la tasa de descomposición y el balance liberación/retención de nutrientes del componente estático de la vegetación sólo a través de la vía del ambiente, mientras que puede modular la descomposición y reciclado de N del componente dinámico por las vías de la composición de la vegetación, el ambiente y la interacción entre ambas. El supuesto general de esta tesis es que el pastoreo no afecta la calidad de la broza producida por el componente estático del sistema. A continuación se detallan las hipótesis particulares que serán evaluadas bajo distintos contextos y niveles de organización a lo largo de la tesis:

1. *Efectos mediados por la calidad de la vegetación:* La broza producida por el componente dinámico de la vegetación originada en sitios que han sido pastoreados por largo plazo se descompone más lentamente que la producida en los sitios no pastoreados, debido al recambio de especies inducido por el pastoreo selectivo hacia especies menos palatables de menor calidad (Pastor *et al.* 1997; Wardle *et al.* 2002).
2. *Efectos mediados por las condiciones del ambiente de descomposición:* La broza incubada en sitios que han sido pastoreados por un tiempo prolongado se descompone más lentamente que la incubada en ambientes no pastoreados, debido a que el pastoreo altera las condiciones del microambiente de descomposición reduciendo la actividad de los descomponedores del suelo.
3. *Efectos mediados por la calidad de la broza y las condiciones ambientales:* Existe un efecto de “afinidad” entre la broza depositada por la comunidad vegetal y la comunidad local de descomponedores del suelo, de modo que la broza de la comunidad pastoreada se descompone más rápido en su sitio de origen pastoreado, que en ambientes no pastoreados, y viceversa para la broza de la comunidad no pastoreada (Gholz *et al.* 2000; Ayres *et al.* 2009; Austin *et al.* 2014).
4. *Efecto del pastoreo integrado a nivel de ecosistema:* El efecto del pastoreo sobre el proceso de descomposición de broza a nivel de ecosistema depende de la

abundancia relativa de los componentes estático y dinámico en la hojarasca y de las vías por las cuales el pastoreo afecta a cada componente (vegetación y ambiente). Esta hipótesis supone que la descomposición de los dos componentes es aditiva.

1.7. PROTOCOLO EXPERIMENTAL COMÚN

El estudio abarcó tres ecosistemas que representan distintas Provincias Fitogeográficas (Cabrera 1976) ubicadas en la región Neotropical antártica. Los tres constituyen sistemas dominados por leñosas con una baja proporción del territorio dedicado a la agricultura y un grado variable de impacto de la ganadería extensiva sobre la fisonomía y composición de la vegetación. Los ecosistemas tienen características climáticas, edáficas y funcionales muy diferentes (Paruelo *et al.* 2001; ver Caps. 2 – 5). De acuerdo con su productividad primaria anual (estimada por el IVN), se ordenan: estepa < arbustal < bosque (Paruelo *et al.* 2001). También difieren en sus regímenes de precipitación, siendo mediterráneo para la estepa y el bosque, y monzónico para el arbustal.

Se realizaron experimentos bajo un diseño general y protocolos en común para los tres ecosistemas, a fin de generar una base de comparación sólida de los resultados. No obstante, vale aclarar que cada diseño contempla las características particulares de cada sistema, por lo que si bien los protocolos siguieron los mismos principios, los criterios no fueron exactamente iguales. Se seleccionaron sitios bajo uso ganadero extensivo que representaban la condición típica de manejo y degradación actual de cada sistema. La ganadería de ovinos (estepa) y bovinos (arbustal y bosque) en estos sistemas se introdujo hacia fines del siglo XIX. Los sitios sin ganadería reflejaron las condiciones usualmente consideradas “de referencia” del sistema por exclusión prolongada de herbívoros domésticos, siendo áreas naturalmente excluidas del uso ganadero (i.e. sitios de difícil acceso) en el caso del bosque o áreas clausuradas al pastoreo en el arbustal y la estepa. En el caso del bosque, las diferencias entre ambas situaciones de pastoreo reflejarían las diferencias acumuladas a través del tiempo desde la introducción de los herbívoros domésticos (Piazza *et al.* 2016). En cambio, en el caso del arbustal y la estepa, las diferencias encontradas reflejarían estrictamente el efecto de remover los herbívoros luego de más de un siglo de uso ganadero (Piñeiro *et al.* 2010). Dado que este enfoque es utilizado para estimar el efecto del pastoreo, bajo el supuesto que las áreas clausuradas brindan una referencia del sistema original, se restringió el estudio a sitios clausurados por períodos de tiempo prolongados (>27 años). La selección de áreas pastoreadas vecinas estuvo limitada por la disponibilidad de los sitios no pastoreados. La herbivoría por animales silvestres (ciervos, jabalíes, guanacos, maras, liebres, etc.) no fue controlada, pero existieron indicios que en los tres sistemas su incidencia fue similar en los sitios pastoreados y no pastoreados.

El impacto del pastoreo se estudió a través de tres experimentos que integraron las diferentes vías de efecto y componentes vegetales (Figura 1.1):

Experimento 1: Efectos del pastoreo mediados por la calidad de la broza: Se evaluaron las diferencias en la calidad inicial y la tasa de descomposición y liberación de N en tres tipos de broza bajo las mismas condiciones ambientales (experimento de jardín común). Los sustratos incluyeron mezclas de broza correspondientes a los componentes dinámicos locales, cuya composición es diferente según su origen en áreas

con y sin influencia del pastoreo (ver Capítulos 2-4). Como objetivo adicional, en este experimento se incluyeron también los sustratos estáticos de cada sistema para contar con la dinámica de descomposición en condiciones ambientales homogéneas como marco de referencia.

La composición de la broza utilizada incluyó la mayor parte de las especies de los componentes dinámicos y estáticos de cada sistema, pero no representó al mantillo natural tal como se deposita en el suelo, ni a su dinámica durante el año. La broza se recolectó del suelo o directamente de las plantas (material senescente en pie) en áreas extensas de los sitios de estudio, tanto bajo la influencia del pastoreo o sin la misma. Para el componente dinámico se conservó el origen del material (con o sin pastoreo), mientras que para el componente estático se mezcló el material recolectado en ambas condiciones de pastoreo. La cantidad de especies y partes vegetales fue diferente según el tipo de sistema y el componente considerado, y se seleccionaron partes vegetales lo más realistas posibles. Los componentes dinámicos estuvieron constituidos por mezclas (> 3 especies) en todos los casos; el material estuvo enteramente representado por hojas de las distintas especies (sin ramas, flores ni frutos), cuya abundancia relativa imitó a la observada en censos de vegetación y/o información precedente en cada sistema (ver descripción más detallada en Capítulos 2-4). Para el componente estático se utilizaron diferentes partes vegetales, de acuerdo a su disponibilidad, facilidad de manipulación y dinámica de la broza en cada sistema. En la estepa, la recolección de hojarasca del suelo no fue factible y como sustrato se utilizó la porción apical de las estructuras de los tres arbustos dominantes, en proporciones equivalentes a su abundancia relativa (Capítulo 2). En el arbustal, se recolectó el mantillo del suelo y luego se realizó una selección por tamizado (Capítulo 3). En el bosque, el componente estático estuvo representado por hojarasca de la especie dominante del dosel (*N. dombeyi*), la que se recolectó del suelo (Capítulo 4).

Experimento 2: Efectos del pastoreo mediados por las condiciones del ambiente: Se evaluó la descomposición de dos sustratos comunes incubados en sitios con y sin la influencia histórica del pastoreo, a fin de integrar los cambios del pastoreo sobre el ambiente biótico (excepto a través de cambios en la calidad de la broza) y abiótico de descomposición. Los dos tipos de sustratos fueron: a) Broza del componente "estático" local; b) Broza de *Festuca arundinacea* Schreb una forrajera introducida utilizada comúnmente en sistemas ganaderos templados húmedo y subhúmedos. Dicha especie está ausente de los tres ecosistemas estudiados, por lo que los descomponedores locales no tienen "experiencia" en degradarla (Austin *et al.* 2014). A su vez dicha especie fue seleccionada por las siguientes características: a) su material senescente se encuentra fácilmente disponible y es sencillo de manipular en experimentos de descomposición; b) presenta tejidos con características diferentes a la vegetación de los sistemas de estudio, especialmente respecto a los componentes estáticos; c) tiene una tasa de descomposición moderada, lo que permitió que perdurara un tiempo equivalente al resto de los sustratos.

Experimento 3: Efectos del pastoreo mediados por la calidad de la broza y las condiciones del ambiente de descomposición: Las mezclas broza de los componentes dinámicos originados en áreas con y sin influencia histórica de pastoreo se colocaron a descomponer en ambientes sometidos a historias contrastantes de pastoreo (con vs. sin), tanto en sus respectivos ambientes de origen como en la condición contraria (diseño de transplantes recíprocos, Olofsson y Oksanen 2002). Este experimento permitió diferenciar los efectos del pastoreo mediados por cambios en el ambiente de

descomposición, de aquellos mediados por la calidad de la broza, y el efecto de interacción entre ambos factores.

Efectos ponderados a escala de comunidad: En cada sistema se calcularon índices de descomposición y reciclado de N ponderados para el conjunto completo de hojarasca. Para ello se multiplicó la tasa de descomposición (y liberación de N) *in situ* de cada componente por su abundancia relativa en la comunidad, y luego se sumaron los valores ponderados de componentes estáticos y dinámicos (bajo un supuesto de aditividad). De este modo, se analizó la contribución de la vegetación dominante “estática” al reciclado de C y N en comunidades pastoreadas y no pastoreadas, en lugar de limitar la evaluación del efecto del pastoreo a unas pocas especies “dinámicas”.

1.9. ESTRUCTURA DE LA TESIS

Específicamente, los capítulos abarcan cuatro contextos ecológicos bien distintos:

1. *Estepa fría.* En el capítulo 2 se estudian los efectos del pastoreo sobre la composición de la vegetación, las propiedades del suelo y sus repercusiones en el proceso de descomposición y reciclado de N en la estepa occidental de la Patagonia extra-andina.

2. *Arbustal cálido.* En el capítulo 3 se consideran los impactos del pastoreo sobre la descomposición y reciclado de N para dos niveles jerárquicos en la Provincia Fitogeográfica del Monte, región Central: a) las comunidades aquí denominadas “algarrobal” y “jarillal”, que se intercalan en el paisaje bajo el mismo contexto climático, pero difieren en sus especies dominantes y la textura del suelo; b) los parches dentro de cada comunidad, que difieren en la cobertura del suelo y en las condiciones micro-climáticas.

3. *Bosque templado.* El capítulo 4 explora los efectos del pastoreo sobre la composición y atributos de la vegetación y propiedades del suelo, así como sus consecuencias para la descomposición y el reciclado de N, a lo largo de un gradiente regional de humedad, el cual define buena parte de la heterogeneidad ecológica del bosque siempreverde de *Nothofagus dombeyi* en la Patagonia Norte.

4. *Ecosistemas leñosos contrastantes.* El capítulo 5 evalúa los efectos relativos del pastoreo doméstico mediados por la calidad de la vegetación y el ambiente de descomposición, considerando las diferencias macroclimáticas y biogeográficas que caracterizan a los tres ecosistemas leñosos estudiados. En las discusiones de los capítulos 2-4 se eluden comparaciones entre estos ecosistemas dado que el contraste se realiza en este capítulo.

En el capítulo final (capítulo 6) se discute acerca de los distintos controles del impacto del pastoreo sobre el funcionamiento ecosistémico, sintetizando los cambios mediados por la vegetación y el ambiente y el rol del componente estático de la vegetación, para los diferentes contextos y escalas espaciales estudiadas.

CAPÍTULO II

Efectos del pastoreo sobre la descomposición y el reciclado de N de componentes estáticos y dinámicos de la vegetación en una estepa fría

2.1. INTRODUCCIÓN

La ganadería doméstica en ecosistemas áridos con frecuencia se asocia al proceso de desertificación y la pérdida de funciones ecosistémicas (Oenema *et al.* 1997; Reynolds *et al.* 2007). Sin embargo, se conoce muy poco cómo se integran los efectos del pastoreo doméstico sobre la vegetación y el ambiente, con procesos primarios como la descomposición de hojarasca (Bardgett y Wardle 2003), especialmente para sistemas áridos (Semmartin *et al.* 2004; Güsewell *et al.* 2005; Carrera *et al.* 2008; Carrera y Bertiller 2013; Wang *et al.* 2015). La desertificación de tierras áridas implica cambios en las propiedades del suelo y su variación espacial y temporal (Schlesinger *et al.* 1990). Esta heterogeneidad se encuentra asociada en gran medida a la estructura en mosaico de la vegetación, una característica distintiva de los sistemas áridos y semiáridos (Aguiar y Sala 1999; Ettema y Wardle 2002; Gaitán *et al.* 2014). Integrar los efectos del pastoreo en diferentes componentes del ecosistema es altamente relevante para evaluar la degradación de los sistemas áridos por el uso ganadero (Bisigato y Bertiller 1997; Burke *et al.* 1999; Cipriotti y Aguiar 2005; Kéfi *et al.* 2007; Bertiller *et al.* 2009).

La relevancia de los controles de la descomposición de hojarasca (ver Capítulo 1) puede variar en sistemas áridos respecto a otros sistemas. Se ha observado que las tasas de descomposición pueden acelerarse o bien ser insensibles ante incrementos de disponibilidad y cantidad de pulsos de agua (Yahdjian *et al.* 2006; 2008). Otros controles ambientales como la radiación solar pueden adquirir una gran importancia si el mecanismo involucrado en la descomposición es la fotodegradación (Austin y Vivanco 2006). La tasa de descomposición de broza de diferente calidad a su vez se relaciona con la dinámica de mineralización, inmovilización de nutrientes y la interacción con la matriz del suelo (Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008; Cotrufo *et al.* 2015). La disponibilidad de N es un control importante de la productividad vegetal y el funcionamiento de los ecosistemas incluso en tierras áridas (Schlesinger *et al.* 1990; Wedin y Tilman 1996; Austin *et al.* 2006; Yahdjian *et al.* 2011). Durante la fase del reciclado de N en la descomposición de broza, el grado de inmovilización por los microorganismos o su liberación al medio (mineralización) podría crear importantes diferencias en el funcionamiento (Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008; de Vries y Bardgett 2016). El estudio de cómo los herbívoros domésticos pueden alterar estos procesos de descomposición y el balance entre la inmovilización y liberación de N puede ser especialmente relevante en sistemas áridos, donde la productividad vegetal es baja, se encuentra restringida a períodos de tiempo muy acotados, y las pérdidas por lixiviación y volatilización pueden alcanzar niveles importantes (Jobbágy y Sala 2000; Yahdjian y Sala 2010).

Los grandes herbívoros pueden alterar la descomposición y el reciclado de N de sistemas áridos al modificar la calidad y cantidad de la broza producida por las plantas y las condiciones micro-ambientales (Augustine y McNaughton 1998; Bardgett y Wardle 2003; Pastor *et al.* 2006; ver Capítulo 1). Hasta ahora, la mayoría de los estudios referidos al efecto del pastoreo sobre la descomposición se han realizado en sistemas húmedos y semiáridos con precipitación anual >300 mm (Capítulo 1, Tablas 1.1 y 1.2). Se ha observado que el pastoreo en sistemas áridos favorece la dominancia de especies poco palatables con broza de baja calidad y descomposición lenta (Adler *et al.* 2004; Cingolani *et al.* 2005; Han *et al.* 2008; Semmartin *et al.* 2004). Sin embargo algunos estudios remarcan que las consecuencias del pastoreo en el proceso de descomposición son de magnitud baja o imperceptibles (Semmartin *et al.* 2004; Güsewell *et al.* 2005;

Carrera *et al.* 2008, 2013; Wang *et al.* 2015). Los cambios del pastoreo sobre los rasgos funcionales de la vegetación de sistemas áridos pueden no ser tan importantes como en sistemas méxicos, dado que todas las especies (más o menos palatables) presentan características estructurales similares asociadas a la aridez (Coley *et al.* 1985; Milchunas *et al.* 1988; Adler *et al.* 2004; Wang y Wesche 2016). También, la dominancia de especies con mayor contenido de lignina en los tejidos (poco palatables; e.g. Semmartin *et al.* 2004), podría tener un efecto acelerador en la fotodegradación de la broza, contrario al efecto enlentecedor normalmente observado (Austin y Ballaré 2010; Wang *et al.* 2014; Austin *et al.* 2016). Sin embargo aún no está claro en qué medida el pastoreo puede afectar dicho balance a través de cambio en la composición de especies y la calidad de sus tejidos.

Entre los cambios ambientales que genera el pastoreo intenso en sistemas áridos en general se remarcen la reducción de la cobertura vegetal y el incremento de la compactación del suelo. Dichos efectos reducirían los contenidos de C y N y la actividad de la biota del suelo (Golluscio *et al.* 2009; Prieto *et al.* 2011; Eldridge *et al.* 2016; Wang y Wesche 2016). Por otro lado, las deyecciones de los animales aumentarían la disponibilidad de nutrientes minerales en el suelo. El balance de dichos cambios y las características edafológicas y ambientales de cada sistema puede determinar que el pastoreo acelere o desacelere el proceso de decomposición (Schrama *et al.* 2013). Por ejemplo, en estepas de China se observó que la broza de áreas bajo pastoreo ovino presentaban tasas de descomposición más lentas que áreas clausuradas (Wang *et al.* 2015), y en pastizales semiáridos de E.E. U.U. el pastoreo moderado de bovinos aceleró las tasas de descomposición y la liberación de N en la broza, y también se observó una mayor mineralización de N en el suelo. No obstante en general estos estudios han vinculado poco los efectos observados a los cambios inducidos por el pastoreo en las condiciones micro-ambientales.

El estudio de los efectos del pastoreo en el funcionamiento de ecosistemas áridos enfrenta además la complejidad de la configuración espacial de la vegetación (Aguiar y Sala 1999; Adler *et al.* 2001). En estos sistemas suelen coexistir especies con formas de crecimiento diferentes (i.e. herbáceas y leñosas) que forman parches que varían en estructura, composición, y condiciones micro-ambientales, y que en conjunto determinan su funcionamiento (Noy-Meir 1973; Aguiar y Sala 1999; Austin *et al.* 2004; Gaitán *et al.* 2014). Los herbívoros suelen seleccionar determinados parches por su composición y disponibilidad de forraje, especialmente en los potreros con cargas moderadas (Cipriotti y Aguiar 2005; Carrera y Bertiller 2010). Por ejemplo, en la estepa Patagónica se observó que el pastoreo ovino con cargas moderadas provoca mayores cambios en la dominancia de especies de pastos que se encuentran asociados a los arbustos (islas de alta cobertura) que en la matriz de pastos aislados (Cipriotti y Aguiar 2005). Por lo tanto los impactos sobre las condiciones micro-ambientales y los cambios en la composición de especies pueden ser más importantes en aquellos parches con mayor recurrencia de herbivoría o bien en parches más sensibles al pastoreo (Bisigato y Bertiller 1997; Burke *et al.* 1999; Cipriotti y Aguiar 2005; Kéfi *et al.* 2007; Bertiller *et al.* 2009).

La integración de procesos que ocurren en los diferentes componentes del ecosistema y su variabilidad no es una cuestión simple, de hecho la mayoría de los estudios cubren aspectos parciales de los patrones y procesos que ocurren en los ecosistemas (Turner *et al.* 1989; Bradford *et al.* 2016). Los estudios sobre el proceso de descomposición raramente han intentado escalar los resultados observados en las bolsas

de descomposición. Los trabajos que han escalado los resultados utilizan las tasas de descomposición de las especies en jardines comunes, ponderadas por su abundancia relativa en la comunidad (Quested *et al.* 2007; Cortez *et al.* 2007; Poca *et al.* 2015). Muy pocos han considerado la interacción de dicha descomponibilidad con el ambiente local (Poca *et al.* 2015) y la heterogeneidad de cada sistema.

El objetivo general de este capítulo fue estudiar cómo los impactos del pastoreo ovino de largo plazo sobre la composición de la vegetación y sobre las condiciones ambientales influyen sobre el proceso de descomposición y la dinámica de N en la broza superficial de la estepa arbustivo-graminosa del Distrito Occidental de la Patagonia. Para ello se consideraron de manera independiente los posibles efectos del pastoreo mediados por la composición y calidad de la broza depositada y por las condiciones ambientales del sitio de descomposición, así como por la interacción entre ambas vías de efecto bajo el enfoque experimental expuesto en el Capítulo 1 (Figura 2.1). La hipótesis de trabajo fue que el pastoreo doméstico reduce las tasas de descomposición y liberación de nutrientes en sistemas áridos, y dicho efecto se encuentra mediado principalmente por cambios en las condiciones del ambiente, a través de los impactos sobre las propiedades bióticas y abióticas del suelo. A su vez, el efecto del pastoreo mediado por cambios en la calidad de la broza reducirá la tasa de descomposición, aunque en menor magnitud, ya que los cambios inducidos por el pastoreo en la composición funcional de la vegetación en sistemas áridos son relativamente pequeños (Figura 2.1).

Los experimentos de descomposición se enfocaron en la broza producida por los dos componentes principales de la comunidad de la estepa (ver Capítulo 1; Figura 2.1). El componente “dinámico”, involucró al grupo de especies de pastos dominantes cuya abundancia es afectada por el pastoreo; el componente “estático” incluyó las especies de arbustos dominantes cuya diversidad y abundancia permanece relativamente estables bajo diferentes niveles de pastoreo (Cipriotti y Aguiar 2005; Golluscio *et al.* 2009; Oñatibia *et al.* 2015). Específicamente, se predijo que (1) los cambios ambientales generados por el pastoreo de largo plazo reducen la tasa de descomposición y la liberación de N de la broza producida por ambos componentes de la comunidad vegetal (estático y dinámico), debido a la reducción de materia orgánica y a la menor retención de agua en el suelo (Schrama *et al.* 2013; Eldridge *et al.* 2016); (2) el cambio en la composición del componente dinámico de la comunidad, inducido por el pastoreo selectivo de los pastos más palatables, reduce la calidad de la broza para la biota del suelo, lo que disminuye su tasa de descomposición y de liberación de N (Pastor y Cohen 1997). No obstante dichos efectos serán de baja magnitud considerando la predominancia de rasgos asociados a la aridez en todo el pool de especies (Adler *et al.* 2004); y (3) existe una asociación positiva entre las tasas de descomposición de la broza generadas con o sin la influencia del pastoreo, con sus ambientes de origen por un efecto de afinidad de los descomponedores con la broza local (Gholz *et al.* 2000; Austin *et al.* 2014; Veen *et al.* 2015).

A modo de aproximación para integrar y escalar los impactos del pastoreo sobre la descomposición a nivel de ecosistema, se estimaron los efectos del pastoreo sobre la tasa de descomposición ponderada al conjunto de hojarasca y el reciclado de N durante la misma. Para ello se consideró la composición relativa de componentes estáticos y dinámicos en dos tipos de parches de la vegetación emblemáticos de la Estepa Patagónica: las islas de arbustos y la matriz de pastos esparcidos. En relación con este ejercicio de ponderación, se infirió que la inclusión al nivel de la comunidad del efecto

del pastoreo sobre la descomposición del componente estático dominante a través de cambios en el ambiente puede agregar efectos a los generados sobre el componente dinámico o bien presentar efectos atenuantes si el pastoreo no cambia la dinámica de su descomposición y/o genera el efecto inverso que sobre el componente dinámico (Figura 2.1).

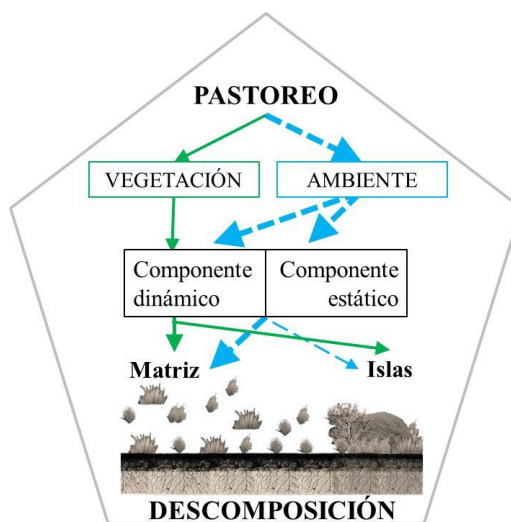


Figura 2.1. Efectos del pastoreo en el reciclado de C y N durante la descomposición de hojarasca en un ecosistema con organización espacial en mosaico. Los efectos consideran cambios del pastoreo sobre la calidad de la vegetación y las condiciones del ambiente, que constituyen dos vías de efectos sobre la descomposición de componentes dinámicos y estáticos de la vegetación. Dichos cambios ocurrirían de manera diferente en las dos fases del mosaico de vegetación de la estepa patagónica: islas de arbustos y pastos y la matriz de pastos esparcidos (Soriano *et al.* 1994). Las flechas indican la influencia de las dos vías del pastoreo sobre los componentes del sistema y su grosor representa la magnitud hipotética del efecto. El esquema supone que la calidad del componente estático como sustrato para los descomponedores no es afectada por el pastoreo, aunque su tasa de descomposición puede cambiar por los efectos sobre las condiciones del ambiente. La descomposición del componente dinámico puede ser afectada por cambios en su composición y en el ambiente de incubación. Nota: En este capítulo no se consideraron las variaciones del efecto mediado por la calidad del ambiente en diferentes parches en los experimentos de descomposición (ver Capítulo 3).

2.2. MÉTODOS

2.2.1. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Estación Experimental de INTA ubicada en Río Mayo, al suroeste de Chubut ($45^{\circ} 41' S$, $70^{\circ} 16' O$). El ganado ovino fue introducido hacia fines del siglo XIX y se transformó en la principal actividad agropecuaria de la región. Durante los últimos 30 años las densidades de ovinos en el sitio de estudio permanecieron alrededor de 0,2 ovejas/ha, lo cual representa un nivel de carga moderada comparado con el manejo regular en la región (Golluscio *et al.* 2009; Oñatibia *et al.* 2015). La vegetación dominante corresponde a una estepa arbustivo-graminosa baja (< 1 m alto), típica del Distrito Occidental de la Patagonia, con una cobertura total del suelo de ~50 % (Golluscio *et al.* 1982; Soriano 1983; León *et al.* 1998). La temperatura media anual es $8.1^{\circ} C$ y las precipitaciones rondan los 152

mm/año, ocurriendo el 70 % de las mismas durante el invierno, principalmente (85 %) en pequeños pulsos menores a 5 mm/evento (Golluscio *et al.* 1998). Los suelos (Calciorthid petrocálcico) son de textura gruesa con bajo contenido de materia orgánica (0,4 %) y un horizonte subsuperficial (40 cm de profundidad) areno-arcilloso con cantos rodados y carbonato de calcio (Golluscio *et al.* 1982; Paruelo *et al.* 1988). La mineralización neta de N es muy baja y presenta baja sensibilidad a los pulsos de lluvia (Austin *et al.* 2006; Yahdjian *et al.* 2006). La productividad primaria neta aérea es 56 g m⁻² año⁻¹, repartida por partes iguales entre pastos y arbustos (Jobbágy y Sala 2000).

La vegetación se encuentra representada por unas pocas especies de pastos y arbustos que cubren 25 y 12 % del suelo, respectivamente. Los pastos dominantes son *Pappostipa speciosa* Trin. et Rupr, *Poa ligularis* Nees ap. Steud, *Pappostipa humilis* Cav. y *Bromus pictus* Hook; los arbustos dominantes son *Mulinum spinosum* Cav. Pers, *Senecio filaginoides* De Candolle y *Adesmia volckmannii* Philippi (Golluscio *et al.* 1982). La riqueza total de la comunidad alcanza 25-27 especies; el grupo más diverso de hierbas efímeras (10 spp) representan < 4 % de la cobertura total (Golluscio *et al.* 1982; Golluscio y Sala 1993). El arreglo espacial de la vegetación es un mosaico de dos fases (o tipos de parche) característico de las zonas áridas, formado por islas de alta cobertura con arbustos rodeados por un anillo de pastos (15 % cobertura) y una matriz de baja cobertura formada por matas de pastos esparcidos (75 % cobertura) (Soriano *et al.* 1994; Cipriotti y Aguiar 2010). Dicho mosaico de vegetación comprende marcadas diferencias en las condiciones microambientales, interacciones bióticas y funcionamiento del ecosistema (Aguiar y Sala 1999; Cipriotti y Aguiar 2005; Golluscio *et al.* 2009; González-Polo y Austin 2009; Cipriotti y Aguiar 2010; Graff y Aguiar 2011).

Estudios previos han mostrado que la influencia histórica del pastoreo generó principalmente cambios en la abundancia relativa de las especies de pastos, mientras que la estructura de la vegetación y su fisonomía se mantuvieron sin alteraciones importantes (Perelman *et al.* 1997; Cipriotti y Aguiar 2005; Golluscio *et al.* 2009; Oñatibia 2009; Cipriotti y Aguiar 2010). Todas las especies presentan rasgos de baja palatabilidad característicos de ambientes áridos (Adler *et al.* 2004), pero a su vez dentro del rango de caracteres de las especies hay especies que son menos consumidas por los herbívoros que otras. Entre los pastos, son especialmente poco preferidas *P. humilis* y *P. speciosa*, aunque la última puede ser consumida intensamente bajo condiciones de pastoreo ovino intenso (Oñatibia *et al.* 2015, 2016). Bajo la condición local de pastoreo moderado, la selección de los ovinos reduce marcadamente la biomasa de *P. ligularis* y *B. pictus* e incrementa la dominancia de *P. speciosa* respecto a sitios clausurados (Oñatibia *et al.* 2015). Los arbustos pueden ser ramoneados en situaciones de alta carga de pastoreo, especialmente *M. spinosum*, pero no hay evidencias que el pastoreo doméstico modifique su biomasa, cobertura o abundancia relativa en este sistema (Cipriotti y Aguiar 2005, 2010; Golluscio *et al.* 2009; Oñatibia *et al.* 2015). Se sabe que la broza aérea fresca (amarilla) de las especies que son promovidas por el pastoreo (*P. speciosa* y *P. humilis*) tiene mayor contenido de lignina que la de especies reducidas por el pastoreo (*P. ligularis* y *B. pictus*) (Semmartin *et al.* 2004). La broza de *P. humilis* y *B. pictus* tiene mayor contenido de N que la de *P. speciosa* y *P. ligularis* (Semmartin *et al.* 2004).

En estudios anteriores, la exclusión prolongada de ganado ovino indicó que el pastoreo, ya sea intenso o moderado, no ha generado cambios sustanciales en el mosaico de vegetación de la estepa, manteniéndose las proporciones de las islas y la

matriz (Cipriotti y Aguiar 2005, 2010). De manera similar, la biomasa vegetal en pie y el contenido de C y N en la vegetación no presentan cambios significativos bajo pastoreo moderado; incluso se ha observado una mayor concentración de N en la biomasa verde de pastos bajo pastoreo moderado (Oñatibia *et al.* 2015, 2016). No obstante, existen evidencias de una reducción en la cobertura total del suelo asociada a una menor cobertura de material muerto (broza) en pie bajo pastoreo (Cipriotti y Aguiar 2005; Golluscio *et al.* 2009; Oñatibia *et al.* 2015, 2016). Golluscio *et al.* (2009) observaron una reducción en los stocks de C y N orgánico en el suelo bajo condiciones de pastoreo intenso, pero no bajo pastoreo moderado. Los autores sugirieron que dichos efectos podrían asociarse a la reducción de la cobertura de broza y a cambios en la composición de especies.

2.2.2. Diseño de experimentos

Los efectos del pastoreo sobre la descomposición superficial de broza se evaluaron clasificando el efecto del disturbio en dos vías (vegetación y ambiente) y a la comunidad vegetal en dos componentes (estático y dinámico, Figura 2.1), de acuerdo a la descripción del Capítulo 1. Para caracterizar estos cambios se recurrió al contraste entre áreas sometidas al pastoreo de largo plazo (tres potreros diferentes) apareadas con áreas clausuradas al pastoreo ovino por un tiempo prolongado (28, 39 y 57 años, al momento de comenzar el presente estudio) dentro de la EEA INTA Río Mayo (Figura 2.2). En cada bloque ($N = 3$) y condición (clausura-pastoreo) se eligieron 4 áreas al azar, distanciadas al menos 50 m entre sí, que representaron sub-bloques donde se realizaron las determinaciones experimentales.

La comunidad vegetal se dividió en componentes estáticos y dinámicos de acuerdo a la clasificación detallada en el Capítulo 1. En los experimentos de descomposición, los sustratos constituyeron mezclas de broza fresca (material senescente en pie de color amarillento) de dichos componentes, las cuales fueron armadas colocando el peso relativo de cada especie para representar la identidad y proporción de la biomasa de las especies en la comunidad según datos precedentes (Golluscio *et al.* 2009; Cipriotti y Aguiar 2010; Oñatibia *et al.* 2015). Se excluyeron aquellas especies de abundancia baja (menor al 5 % de la biomasa total), como hierbas y otras especies de pastos (Golluscio y Sala 1993). El componente estático estuvo constituido en biomasa relativa por un 40 % *M. spinosum*; 30 % *A. volckmanii* y 30 % *S. filaginoides*. El componente dinámico estuvo compuesto por las especies dominantes de pastos, cuya proporción varió según la condición de pastoreo (Tabla 2.1).

La broza se recolectó en forma de material senescente en pie, durante la temporada anterior al inicio de los experimentos en los mismos sitios de estudio detallados anteriormente, se la clasificó por especie y se dejó secar al aire. Para los sustratos correspondientes a los componentes dinámicos se conservó el origen de las especies; los sustratos con pastoreo contenían material procedente de áreas con pastoreo y viceversa, mientras que el sustrato del componente estático se obtuvo de la mezcla del material colectado en ambas condiciones de pastoreo (50:50). Para la elaboración del componente dinámico se seleccionaron las láminas, vainas y cañas amarillas de cada especie; no se utilizaron tejidos verdes ni grises. Para el componente estático, como la dinámica de las hojas de estas tres especies de arbustos es muy diferente y algunas presentan una abscisión lenta y hojas muy pequeñas, se seleccionaron partes leñosas jóvenes de cada arbusto que presentaran una biomasa importante y a su vez no fueran muy lentamente descomponibles. Siguiendo dicho criterio, se seleccionaron hojas

espinosas amarillas de *M. spinosum* y la porción apical de las ramas espinosas de *A. volckmanii* y la porción apical de las ramas de *S. filaginoides*. En ninguno de los casos se incluyeron las inflorescencias para simplificar la homogeneización entre muestras. También se utilizaron láminas y vainas senescentes de *Festuca arundinacea* (ver Capítulo 1), recolectadas en un pastizal post-agrícola en Carlos Casares (Pampa Arenosa), Provincia de Buenos Aires (Febrero 2010).

Tabla 2.1. Composición de componentes dinámicos de la Estepa Patagónica (Distrito occidental).

Especies	Sin Pastoreo	Con Pastoreo
<i>Pappostipa speciosa</i>	0,25	0,70
<i>Pappostipa humilis</i>	0,20	0,20
<i>Poa ligularis</i>	0,50	0,10
<i>Bromus pictus</i>	0,05	0,00
Índices de diversidad		
Riqueza (S)	4	3
Diversidad efectiva ($\exp H'$)	3,21	2,23
Equitatividad ($\exp H'/S$)	0,801	0,743
Dominancia (Simpson)	0,36	0,54

Nota: Los números representan la masa relativa de cada especie relevada en la hojarasca de cada sitio y condición de pastoreo (Golluscio *et al.* 2009, Oñatibia *et al.* 2009). Las barras grises y negras denotan la cantidad relativa de las especies en cada sitio.

El estudio estuvo representado por tres experimentos, cuyos fundamentos e hipótesis fueron detallados en el Capítulo 1 de la presente tesis:

Experimento 1. Efectos del pastoreo mediados por la calidad de la broza: Descomposición en un jardín común de los sustratos dinámicos generados en áreas sin y con influencia histórica del pastoreo (Tabla 2.1).

Experimento 2. Efecto del pastoreo mediados por las condiciones del ambiente: Descomposición en áreas con y sin influencia histórica del pastoreo (Figura 2.2) de dos sustratos comunes: componente estático local y *Festuca arundinacea*.

Experimento 3. Efecto del pastoreo mediado por la calidad de la broza y las condiciones del ambiente: Descomposición en trasplantes recíprocos colocando los sustratos dinámicos (con y sin pastoreo) a descomponer tanto en áreas excluidas como sometidas al pastoreo histórico.

La dinámica de la descomposición se estudió mediante el método de incubación de bolsitas de broza (Harmon *et al.* 1999). Se utilizaron bolsas de 15 cm x 20 cm, confeccionadas con malla de fibra de vidrio de 2 mm de poro, las que contuvieron inicialmente 3 g de material senescente secado al aire. El tamaño de poro utilizado permite el acceso de micro- y meso-fauna del suelo (Robertson *et al.* 1999). El experimento de Jardín común (Experimento 1) se realizó en el parque experimental del IFEVA-Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires (34°35' S - 58°35' O). Dicho experimento se realizó bajo un diseño en bloques completamente aleatorizado. Los diferentes sustratos se replicaron en 5 bloques (1 m x 2 m) con 3 sub-réplicas para estimar la tasa de pérdida de masa de la broza a los 2, 6 y 12 meses de incubación (Harmon *et al.* 1999). El inicio del experimento fue en Diciembre de 2011. Los bloques se utilizaron para controlar la variación ambiental generada por pequeñas diferencias en el relieve del suelo, las bolsas dentro de los bloques se ubicaron al azar. Previo a la instalación del experimento se removió la matriz de pastos con una azada y

tijeras; durante el experimento se realizaron cortes de pasto con tijera (y en ocasiones con glifosato aplicado cuidadosamente con pinceles sobre las hojas lejanas a las bolsitas). En este experimento también se incluyeron muestras del componente estático y de *Festuca arundinacea* como sustrato de referencia.

Los experimentos 2 y 3 se iniciaron en Enero de 2010 en la EEA INTA Río Mayo, bajo el diseño descrito anteriormente. Las bolsas de descomposición se instalaron en los 4 sub-bloques marcados en cada bloque (N = 3) y condición (clausura-pastoreo). Cada sub-bloque incluía 12 bolsas que contenían los 4 sustratos con 3 sub-réplicas (bolsitas) que fueron recolectadas a los 6, 12 y 25 meses desde el inicio. Las bolsas se colocaron sobre la superficie del suelo entre las matas de pastos que conforman en la matriz de la estepa, se afirmaron con estacas y se protegieron con mallas de alambre hexagonal. Se obviaron los microsítios de las islas de arbustos.

En 5 muestras de cada sustrato de broza se determinaron las pérdidas por manipuleo, el contenido inicial de humedad (secado a 60 °C durante 48 hs) y el de cenizas (calcinación con una mufla a 500 °C durante 4 horas, Robertson *et al.* 1999). Las muestras recolectadas en cada fecha se limpiaron cuidadosamente, se secaron en una estufa (60 °C, 48 hs), se pesaron con una balanza de precisión y posteriormente se molieron finamente para determinar el contenido de cenizas (Robertson *et al.* 1999). En las muestras de la última fecha de recolección (12 meses en experimento 1, y 25 meses en experimentos 2 y 3) se determinó la concentración de N total (%) en el material remanente (Kjeldahl semi-micro).

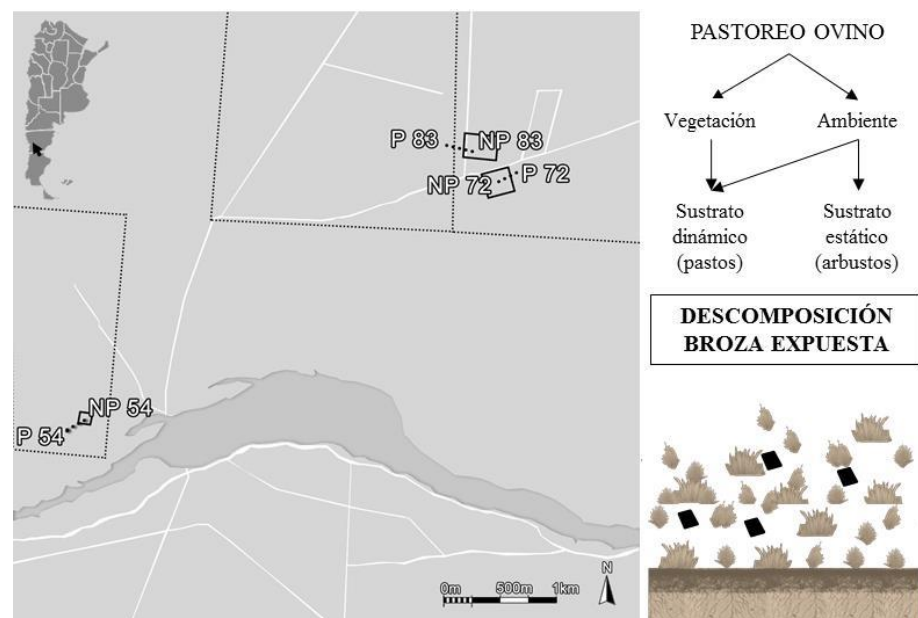


Figura 2.2. Mapa de los sitios de estudio en la Estación Experimental INTA Río Mayo (Chubut). Los polígonos negros grandes marcan los 3 potreros bajo pastoreo ovino, y los pequeños las 3 clausuras y su año de instalación (1954, 1972 y 1983). La sección gris oscuro refiere al área de mallín y el gris claro la estepa distrito occidental, las líneas blancas representan los caminos. En el margen inferior derecho se muestra la escala y orientación del plano, y en el superior izquierdo la ubicación en el mapa de Argentina. El dibujo de la derecha esquematiza la disposición de las bolsas de descomposición (polígonos negros) en la matriz de pastos y el diagrama superior los componentes y vías evaluadas en los experimentos.

2.2.3. Caracterización de la calidad de broza y las condiciones del ambiente

Para determinar la calidad química de los sustratos se estimó C total (combustión seca con analizador LECO-CR12) y N total (Kjeldahl semi-micro) en 5 réplicas de cada mezcla de broza. Las condiciones ambientales de los sitios con y sin pastoreo se caracterizaron por el contenido de humedad del suelo (4 fechas: enero y junio 2011, enero 2012, febrero 2013), la densidad aparente del suelo y los contenidos de C y N total en el suelo (métodos LECO-CR12 y Kjeldahl semi-micro, respectivamente). Para dichos análisis se tomaron 3 muestras de suelo en cada uno de los sub-bloques descriptos anteriormente (por bloque y condición de pastoreo), con cilindros de 2,4 cm de diámetro y 10 cm de profundidad. Además se registró la temperatura del suelo (4 fechas) hasta 3 cm de profundidad con un termómetro digital.

2.2.4. Análisis de datos

Los datos se analizaron con modelos lineales mixtos usando el programa R (versión 2.13.0, paquete nlme, función lme) (Pinheiro 2011; R Development Core Team 2011). Se emplearon modelos de ordenada al origen aleatoria, incluyendo la condición de pastoreo (P) como efecto fijo (Pinheiro y Bates 2000). El componente aleatorio del modelo incluyó el anidamiento de los bloques, la condición de pastoreo y los sub-bloques [$y_i \approx N(\mu_i, \sigma^2_{\epsilon}); \mu_i = \beta_{0j[i]}; \beta_{0j[i]} \approx N(\mu_j, \sigma^2_j); \mu_j = \alpha_0 + \alpha_1 P$; para $i=1-8$ sub-bloques, y $j=1,2,3$ bloques. Variable predictora: $P= 1, 0$ condición de pastoreo]. Los efectos fijos se evaluaron con una prueba F con grados de libertad del denominador considerando el anidamiento [$\text{denDF}_i = G_i - (G_i - 1 + \text{DF}_i)$, donde i es el nivel en el cual el término es estimado, G_i es el número total de grupos al nivel i y DF es la suma de grados de libertad correspondiente a los términos estimados en el nivel i] (Pinheiro y Bates 2000). En las variables donde se observó heterogeneidad de varianza, se aplicó una estructura de varianza constante al modelo utilizando la función 'varIdent' (e.g. varIdent; $\epsilon_{jg} \sim N(0, \sigma^2_p)$; $P = 1, 0$ condición de pastoreo) (Pinheiro y Bates 2000). En las variables con varias fechas de determinación (humedad y temperatura del suelo) se realizó un análisis por fecha (datos no mostrados) y un análisis incluyendo la fecha de estimación dentro del anidamiento como medida repetida. Los datos de calidad química en la broza, sin estructura jerárquica, se analizaron con un modelo lineal de efectos fijos (lm).

Las tasas de descomposición se calcularon a partir de la pendiente (k , año⁻¹) de la función exponencial de caída de la masa de materia orgánica remanente (x_1/x_0) a través del tiempo (t , años) en las muestras de broza, donde $\ln(x_1/x_0) = k t$ (Olson 1963). La liberación de nitrógeno (N_{lib}) de la broza en descomposición se estimó a partir del contenido de N en la biomasa medida al final del experimento N_f , respecto del contenido N en la biomasa inicial de broza N_0 $\{N_{\text{lib}} (\%) = 100 - [100 * (N_f * x_f) / (N_0 * x_0)]\}$, donde N y x representan la concentración de N (%) y el peso seco de la broza (corregido por cenizas)} (Parton *et al.* 2007).

También se utilizaron modelos mixtos para evaluar variables indicadoras de la calidad de la broza y de las condiciones del ambiente como predictoras de la tasa de descomposición y la liberación de N en la broza tanto en el experimento de jardín común para los componentes de la vegetación local (estático y dinámicos), como en los experimentos *in situ* para todos los sustratos. Se construyó un modelo por cada variable predictora (efecto fijo) junto con la estructura anidada como componente aleatorio incluyendo la réplica, la condición de pastoreo (para los *in situ*) y el tipo de sustrato. Para evaluar la bondad de ajuste de los modelos se calcularon los valores de pseudo- r^2

marginal y condicional para modelos lineales mixtos (Nakagawa y Schielzeth 2013) mediante la función “sem.model.fits” del paquete de R “piecewiseSEM” (v. 1.0.0; Lefcheck 2015).

2.2.4. Estimación de efectos sobre el conjunto de hojarasca del ecosistema

El sitio de estudio presenta la ventaja de contar con una importante cantidad de antecedentes respecto a las características de la estructura del mosaico de vegetación y los cambios composicionales en relación con la intensidad de pastoreo ovino (e.g. Soriano *et al.* 1994; Cipriotti y Aguiar 2005; Golluscio *et al.* 2009; Oñatibia *et al.* 2015). Dicha información se combinó con los resultados de los experimentos de descomposición para integrar los impactos de largo plazo del pastoreo ovino a escala de la comunidad (Turner *et al.* 1989).

La estimación de los efectos sobre los procesos ponderados en relación a los componentes de la comunidad de broza y su abundancia relativa, y su integración, se realizó en dos etapas. Primero (Ponderación Nivel 1), se estimó el proceso de descomposición en los dos tipos de parches que forman el mosaico de vegetación de la estepa: islas de arbustos y pastos, y matriz de pastos y suelo desnudo (Soriano *et al.* 1994; Figura 2.1). Se multiplicaron las tasas de descomposición (k) y el N liberado de la broza al cabo de dos años de incubación a campo (Experimento 3) de los distintos sustratos por las proporciones de la cobertura de suelo de cada componente (dinámico y estático) en cada tipo de parche (Tabla 2.1). Las variables resultantes se denominaron: tasa de descomposición y N liberado ponderados (kP y $NlibP$ respectivamente). Para estos cálculos se utilizaron los valores promedio de cada función obtenida para cada componente de la broza en su sitio de origen (con o sin pastoreo, según el sustrato). Para estimar las funciones en las islas de vegetación, se usó el promedio de los valores obtenidos para sustratos de los arbustos (sustrato estático) y de los pastos (sustrato dinámico), descomponiendo en la matriz de pastos (Tabla 2.2). En la segunda etapa (Ponderación Nivel 2), a partir de los datos de la primera etapa, se ponderó la kP y el $NlibP$ estimados para cada parche por la proporción de los parches arbusto-pasto y pasto-suelo desnudo en el mosaico de la comunidad (Soriano *et al.* 1994; Cipriotti y Aguiar 2005; Tabla 2.2), y se sumaron ambos valores obteniendo la función integrada de la broza aérea de la comunidad. Existe evidencia de que las proporciones de los parches se mantienen estables pese a la influencia del pastoreo (Cipriotti y Aguiar 2005). Los valores de cobertura relativa tanto para los componentes del mosaico, como para las diferentes condiciones de pastoreo (Tabla 2.2), se obtuvieron de estudios previos en el mismo sitio de estudio (Soriano *et al.* 1994; Cipriotti y Aguiar 2005, 2010; Golluscio *et al.* 2009; Oñatibia *et al.* 2015, 2016).

Para evaluar la sensibilidad del ejercicio de ponderación se consideraron dos escenarios alternativos, con distinta intensidad de pastoreo. El escenario 1 se describió anteriormente y representa un nivel de carga moderada donde los cambios del pastoreo sobre la calidad de sustrato y de sitio ocurren en toda la comunidad, sin selección entre parches. Para el escenario 2 se simuló un nivel de carga menor, con una mayor selección de los ovinos entre parches. En este último caso se tomó el supuesto que los cambios en la composición de los sustratos dinámicos solo ocurrían en las islas arbusto/pasto de alta cobertura, debido a la mayor selección del ganado por las especies de pastos en dichos parches (Cipriotti y Aguiar 2005). Dicho análisis se basó en los resultados de una investigación precedente en el mismo sitio de estudio, en la que se observó que bajo pastoreo de intensidad moderada, el incremento en la dominancia de

pastos de baja palatabilidad (aquí representado como el sustrato dinámico con pastoreo) ocurría en dichas islas y no en la matriz de pastos y suelo desnudo (Cipriotti y Aguiar 2005). Es decir, que según estos antecedentes, la condición evaluada en nuestro primer escenario sobre-estimaría del efecto del pastoreo mediado por la calidad de sustrato en condiciones de carga moderada. Por lo tanto, en el escenario 2 se consideró la descomposición del sustrato dinámico sin pastoreo (dominado por especies palatables) en la matriz bajo la influencia de pastoreo moderado (sitio con pastoreo). Los resultados de la ponderación al nivel 1 para los dos parches de la comunidad, se analizaron con modelos mixtos según la descripción anterior, los resultados de la ponderación nivel 2 para la comunidad completa se analizaron con modelos lineales de efectos fijos (lm).

Los cálculos de las funciones ponderadas (kP y NlibP) implicaron al menos tres supuestos importantes.

(1) El funcionamiento en el microambiente de la matriz de baja cobertura se extrapoló a los parches de islas de alta cobertura, dado que el experimento de descomposición no incluyó dichos micrositios (ver Capítulo 3). Este supuesto omite el hecho que la descomposición de la broza de pastos protegida de la radiación solar por los arbustos puede ser más lenta (entre un 33 y 60 % *sensu* Austin y Vivanco 2006) que aquella expuesta al sol en los parches de pastos esparcidos (Austin y Vivanco 2006; Araujo *et al.* 2012; Austin y Ballaré 2010). Es posible que la dinámica del N en la broza también sea diferente entre los dos tipos de parche. Adicionalmente, el efecto del pastoreo puede ser diferente entre parches con distintas características (Bisigato y Bertiller 1997; Cipriotti y Aguiar 2005; Kéfi *et al.* 2007; Vaieretti *et al.* 2013). Por ejemplo, la menor cantidad de material senescente en pie bajo condiciones de pastoreo especialmente en las islas (Cipriotti y Aguiar 2005, 2012; Golluscio *et al.* 2009, Oñatibia *et al.* 2015, 2016) podría crear diferencias microambientales en la fotodegradación. Por esta razón, se utilizó la cobertura en lugar de la biomasa de los componentes dinámico y estático, restringiendo nuestra interpretación del impacto del pastoreo en componentes de la broza aérea de la comunidad expuestos a la luz.

(2) Se asumió la ausencia de interacciones entre los sustratos estático y dinámico durante la descomposición, dado que nuestros experimentos no incluyeron la mezcla completa de dichos sustratos. Las interacciones entre los diferentes tipos de broza pueden promover efectos sinérgicos o antagónicos en la tasa de descomposición y el reciclado de N (Gessner *et al.* 2010). Sin embargo, consideramos que la interacción real de la broza expuesta de pastos y arbustos no debería ser importante, dado que la broza de ambos grupos solo comparten el perímetro de las islas.

(3) Podrían existir variaciones en los efectos sobre la dinámica de descomposición y liberación/retención de N según el criterio de selección de las partes vegetales (i.e. hojas, flores, frutos y/o partes leñosas) de los componentes estáticos y dinámicos, cuya composición química puede ser diferente (Hobbie 2015). No obstante, el objetivo de este estudio es comparar áreas con pastoreo de áreas sin pastoreo, bajo criterios equivalentes. También sería importante mejorar la comprensión de los efectos sobre la descomposición de raíces, que representan una gran contribución a la materia orgánica del suelo (Smith *et al.* 2014; Hobbie 2015; Castellano *et al.* 2015) y cuya productividad, composición y distribución puede ser afectada por el pastoreo (Oñatibia *et al.* 2009, 2015).

Tabla 2.2. Criterios de ponderación del funcionamiento del ecosistema considerando el diseño del paisaje y los resultados del Experimento 3.

Parches del Mosaico	Ambientes Sin Pastoreo		Ambientes Con Pastoreo	
	Cobertura en el parche	Componente de broza, ambiente de incubación	Cobertura en el parche	Componente de broza, ambiente de incubación
Matriz (75 % área)	34 % pastos 0 % arbustos 66 % suelo desnudo	a) Dinámico sin pastoreo en ambiente sin pastoreo a*) Dinámico sin pastoreo en ambiente sin pastoreo	24 % pastos 0 % arbustos 76 % suelo desnudo	a) Dinámico con pastoreo en ambiente con pastoreo a*) Dinámico sin pastoreo en ambiente con pastoreo
Islas (25 % área)	30 % pastos 60 % arbustos 10 % suelo desnudo	a) Dinámico sin pastoreo en ambiente sin pastoreo b) Estático en ambiente sin pastoreo	29 % pastos 60 % arbustos 11 % suelo desnudo	a) Dinámico con pastoreo en ambiente con pastoreo b) Estático en ambiente con pastoreo

Nota: Para los dos componentes del mosaico de vegetación se multiplicó la proporción en la cobertura del suelo de las mezclas de broza local de cada componente por la tasa de descomposición y la liberación de N en ambientes con y sin pastoreo. Las islas incluyeron el promedio de componentes dinámicos (a) y estáticos (b), la matriz solo incluyó los dinámicos (a). Se incorporó una condición adicional en la matriz (a*), a modo de análisis de sensibilidad de la ponderación considerando un escenario (2) de menor intensidad de pastoreo (Cipriotti y Aguiar 2005).

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Experimento 1: Efectos del pastoreo mediados por la vegetación

La broza del componente dinámico originada en ambientes pastoreados presentó una relación C:N más alta que la broza del componente dinámico de los ambientes clausurados al pastoreo y que la broza del componente estático de la estepa (Tabla 2.3). La broza del componente estático (arbustos) tuvo los contenidos de C y N más altos, aunque su relación C:N fue similar a la del componente dinámico de los sitios clausurados. A pesar de esas diferencias en la calidad química inicial, las tasas de descomposición de los componentes dinámicos producidos en ambientes pastoreados y clausurados fueron similares cuando se incubaron en el jardín común (Tabla 2.3). Sólo se observó una tendencia ($p = 0,109$) a que la broza del componente estático se descompusiera más lentamente que la de los componentes dinámicos. Sin embargo, los sustratos se diferenciaron en la dinámica del N en la broza. Al cabo de un año de incubación, la broza de los componentes dinámicos de ambientes pastoreados liberó 3,5 y 7,1 veces menos N que la broza de los componentes dinámicos de ambientes clausurados y que el componente estático, respectivamente (Tabla 2.3).

La broza fresca de *Festuca arundinacea* tuvo mayor calidad química que las brozas producidas por los componentes locales de la estepa. En particular festuca tuvo una relación C:N similar a la del componente estático, aunque presentó menor concentración de C y mayor concentración de N ($p < 0.0001$; promedio \pm E.E., C total = $40,24 \pm 0,04$ %; N total = $0,56 \pm 0,02$ %; relación C:N = $72,53 \pm 3,25$). En el jardín común, la descomposición de festuca fue un 216 % más rápida que la del componente estático (festuca, k promedio \pm E. E. (año^{-1}) = $2,62 \pm 0,24$; $F_{1,4} = 55,78$, $p = 0,0017$) y liberó un 64,8 % más N (festuca, N liberado (%) = $69 \pm 3,0$; $F_{1,1} = 497,3$, $p = 0,03$).

Tabla 2.3. Características de las mezclas de broza de los componentes locales de la vegetación. Calidad química inicial en broza fresca, tasa de descomposición y liberación de N en broza en descomposición en un jardín común.

Variable	Dinámico SinP	Dinámico ConP	Estático	F	p
C total en broza (%)	43,86 ± 0,42 b	42,42 ± 0,05 c	47,93 ± 0,13 a	125,1	<0,0001
N total en broza (%)	0,32 ± 0,01 b	0,17 ± 0,02 c	0,48 ± 0,02 a	67,4	<0,0001
C:N broza fresca	136,8 ± 6,83 a	249,8 ± 19,81 b	100,79 ± 5,0 a	39,04	<0,0001
Tasa de descomposición (k, año ⁻¹)	1,16 ± 0,17 a	1,04 ± 0,16 a	0,83 ± 0,02 a	2,97	0,109
Liberación de N en broza (%)	24 ± 7,0 a	-85 ± 19 b	12 ± 5,0 a	17,19	0,0013

Nota: Los valores representan la media ± E. E. Las variables químicas en las mezclas de broza fresca (filas 1-3) se analizaron con modelos lineales de efectos fijos (g.l. = 2) y las variables del jardín común (filas 4-6) con modelos lineales mixtos (g.l. error = 8). Letras diferentes indican que los promedios son significativamente distintos ($p < 0,05$).

2.3.2. Efectos del pastoreo sobre las condiciones del ambiente

La concentración de C y N en el suelo fue un 11 y 14 % menor en los sitios pastoreados que en los clausurados al pastoreo; la relación C:N no difirió entre condiciones de pastoreo (Tabla 2.4). Los suelos bajo pastoreo también presentaron una densidad aparente 7 % más elevada que los suelos bajo clausura (Tabla 2.4). En consecuencia, no se observaron diferencias atribuibles a la historia de pastoreo en las cantidades (tn ha^{-1}) de C y N acumuladas en el suelo a 0-10 cm de profundidad (Tabla 2.4). La humedad gravimétrica del suelo varió entre 1 y 4 % y se observó interacción entre la condición de pastoreo y la fecha de medición (Pastoreo: $F_{1,162} = 37,66$; $p < 0,0001$; Fecha: $F_{3,33} = 357,01$; $p < 0,0001$; P x F: $F_{3,162} = 4,10$; $p = 0,0078$). El suelo bajo pastoreo presentó, en promedio, un 6-17 % menos humedad que el suelo de las clausuras, aunque sólo en una de cuatro fechas se observaron diferencias (Enero 2011: $F_{33} = 6,38$; $p = 0,017$; Junio 2011: $F_{35} = 2,88$; $p = 0,099$; Enero 2012 y Febrero 2013: $p > 0,4$). La temperatura del suelo varió entre 20 y 40 °C en verano y entre -3 y 6,5 °C en invierno, pero no se observaron diferencias por la condición de pastoreo (P: $F_{1,20} = 2,65$; $p = 0,12$; Fecha: $F_{3,66} = 311,81$; $p < 0,0001$; P x F: $F_{3,66} = 1,11$; $p = 0,35$).

Tabla 2.4. Efectos del pastoreo sobre las propiedades del suelo (media \pm E. E.). Se muestran los resultados del ANOVA obtenidos mediante modelos lineales mixtos.

Variable	Sin Pastoreo	Con Pastoreo	g.l. den	F	p
a) Propiedades químicas del suelo (0-10 cm)					
C total (%)	0,53 \pm 0,04	0,47 \pm 0,01	35	4,67	0,038
N total (%)	0,07 \pm 0,01	0,06 \pm 0,00	35	5,05	0,031
C:N	7,85 \pm 0,11	7,74 \pm 0,31	35	0,06	0,80
Stock de C total (tn/ha)	6,93 \pm 0,22	7,19 \pm 0,55	20	0,32	0,58
Stock de N total (tn/ha)	0,92 \pm 0,05	0,92 \pm 0,08	20	<0,01	0,99
b) Densidad aparente del suelo (g/cm³, 0-10 cm)					
con piedras	1,36 \pm 0,06	1,45 \pm 0,12	59	5,55	0,022
sin piedras	0,9 \pm 0,03	1,03 \pm 0,06	59	7,84	0,007

Nota: Stock de C y N (tn/ha) = (%C/100) \times (10 cm \times Densidad aparente (g/cm³) \times 100). g.l. den representa los grados de libertad del denominador considerando el anidamiento (Pinheiro y Bates 2000).

2.3.3. Experimento 2: Efectos del pastoreo mediados por el ambiente

Los efectos del pastoreo mediados por cambios en las condiciones ambientales o bien no se observaron o bien fueron de baja magnitud, tanto para el componente estático como para *Festuca arundinacea*. La tasa de descomposición de festuca fue un 14 % más lenta en los ambientes bajo pastoreo (k promedio \pm E. E. (año⁻¹), Sin Pastoreo = 0,43 \pm 0,03 vs. Pastoreo = 0,37 \pm 0,01), aunque esta diferencia fue sólo marginalmente significativa (p < 0,10; Tabla 2.5). No se observaron cambios entre ambientes en cuanto a la liberación de N en la broza de festuca (Sin P = 59 \pm 8 % vs. P = 58 \pm 7 %; Tabla 2.6). El componente estático (arbustos) se descompuso un 4 % menos (Sin P = 0,23 \pm 0,002 vs. P = 0,22 \pm 0,01) y, aunque no fue significativo, tendió a liberar un 13 % menos N en los ambientes pastoreados que en los clausurados al pastoreo (Sin P = 54 \pm 6 % vs. P = 47 \pm 2 %; Tabla 2.5).

Tabla 2.5. Resultados del análisis de modelos mixtos para la tasa de descomposición y el N remanente en la broza del Experimento 2, en ambientes con y sin pastoreo. Valores significativos en negrita.

Variable	Efecto Fijo	g.l. den	F	p	Estructura de varianza
Experimento 2: Efectos del pastoreo mediados por el ambiente					
Componente estático (arbustos)					
Tasa de descomposición (k, año ⁻¹)	P(Ambiente)	20	6,46	0,02	~1 Bloque
Liberación de N (%) en broza	P(Ambiente)	20	3,99	0,06	No
<i>Festuca arundinacea</i>					
Tasa de descomposición (k, año ⁻¹)	P(Ambiente)	20	3,04	0,096	~1 Ambiente
Liberación de N (%) en broza	P(Ambiente)	18	1,96	0,18	~1 Ambiente

Nota: g.l. den representa los grados de libertad del denominador considerando el anidamiento (Pinheiro y Bates 2000).

2.3.4. Experimento 3: Efectos del pastoreo mediados por la vegetación y el ambiente

La calidad de la broza del componente dinámico y las condiciones del ambiente mostraron una interacción marginal para el efecto del pastoreo en la tasa de descomposición luego de 2 años de exposición de la broza a las condiciones ambientales de la Estepa (Figura 2.3 a, Tabla 2.6). El componente dinámico producido bajo pastoreo presentó la menor tasa de descomposición en los ambientes clausurados, pero se descompuso un 20 % más rápido en los ambientes pastoreados. En cambio, el componente dinámico de la comunidad sin pastoreo presentó la misma tasa de descomposición en ambos ambientes, aunque en su ambiente de origen (clausuras) se descompuso más rápido que la broza de la comunidad pastoreada (Figura 2.3 a).

Por otro lado, el sustrato dinámico de la comunidad pastoreada presentó menor liberación de N que el sustrato dinámico de la comunidad sin pastoreo (Figura 2.3 b). Esa diferencia fue altamente significativa ($p < 0,0001$; Tabla 2.6) y de similar magnitud en los sitios con y sin pastoreo (Vegetación x Ambiente; Tabla 2.6). El componente dinámico de la comunidad pastoreada liberó 73 y 76 % menos N que el componente dinámico de la comunidad no pastoreada, en los ambientes con y sin pastoreo, respectivamente (Fig. 2.3 b).

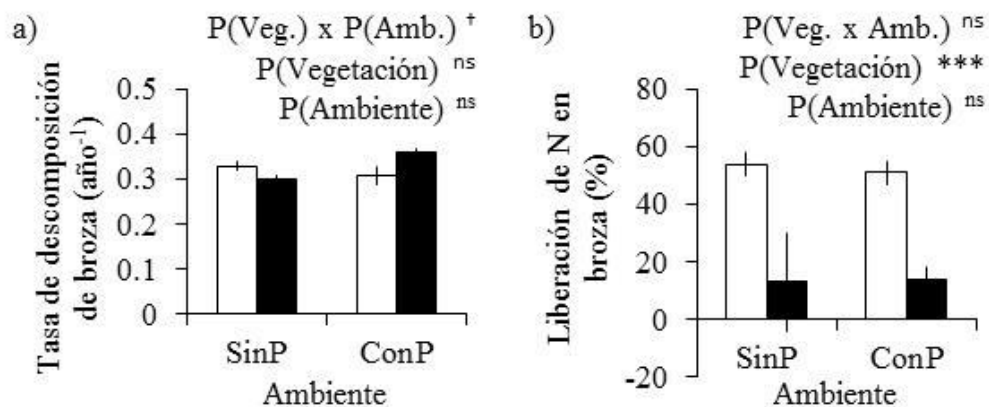


Figura 2.3. Resultados del experimento de trasplantes recíprocos. Se evalúan los efectos del pastoreo mediados por la vegetación [P(Veget.)] y por el ambiente [P(Amb.)] a partir de componentes dinámicos producidos en ambientes sin (barras blancas) y con pastoreo (barras negras) incubados en ambientes sin (Sin P) y con pastoreo (P, eje de abscisas) actual. a) Tasa de descomposición (k , año⁻¹); b) proporción de N liberado de la broza (%). Los símbolos indican la significación estadística de los efectos: ^{ns} $p > 0,1$; † $p < 0,1$; $p > 0,05$; *** $p \leq 0,0001$.

Tabla 2.6. Resultados del análisis de modelos mixtos para la tasa de descomposición y el N liberado de la broza del Experimento 3. Valores significativos en negrita.

Experimento	Variable	Efecto Fijo	g.l. den	F	p	Estructura de varianza
Experimento 3: Efectos mediados por la calidad de vegetación y las condiciones del ambiente.						
Tasa de descomposición (k , año ⁻¹)	Vegetación (Sin P vs. Con P)		42	0,36	0,55	No
	Ambiente (Sin P vs. Con P)		42	0,98	0,32	
	P(Veg.) x P(Amb.)		42	3,14	0,08	
Liberación de N (%) en broza en descomposición	Vegetación (Sin P vs. Con P)		42	44,77	< 0,0001	~1 Vegetación
	Ambiente (Sin P vs. Con P)		42	0,37	0,55	
	P(Veg.) x P(Amb.)		42	0,19	0,67	

Nota: g.l. den representa los grados de libertad del denominador considerando el anidamiento (Pinheiro y Bates 2000).

2.3.5. Relación entre la calidad de la broza y las condiciones del ambientes con la descomposición en la Estepa Patagónica

El análisis conjunto de las tasas de descomposición de los componentes de la broza de la Estepa Patagónica (estático y dinámicos), incubados en un jardín común (*ex situ*) indicó que las mismas se asociaron en forma negativa al contenido de C total en la broza fresca. Dicha asociación se relacionó a los diferentes tipos de broza utilizados, principalmente dado que el componente estático presentó mayor contenido de C y menor tasa de descomposición que los dinámicos. Por otro lado la liberación de N de la broza se relacionó en forma positiva al contenido de N total y negativamente a la relación C:N en la misma (Tabla 2.7 a). La relevancia de dichos controles fue similar cuando los sustratos (estáticos, dinámicos y festuca) fueron incubados bajo las condiciones ambientales de la estepa (experimentos *in situ*, Tabla 2.7 b). A su vez, las tasas de descomposición *in situ* se asociaron en forma positiva a la relación C:N del suelo, y marginalmente a la concentración de C en el mismo. La cantidad de N liberada de la broza en descomposición se relacionó en forma positiva a la concentración de N total y a la temperatura del suelo (Tabla 2.7 c). La densidad aparente y la humedad del suelo no resultaron significativos como predictores de las tasas de descomposición y de liberación de N en la hojarasca (Tabla 2.7 c).

Tabla 2.7. Variables indicadoras de la calidad de broza y de las condiciones del ambiente como predictoras de la tasa de descomposición y el N liberado (%) de la broza (ver nota al pie).

Variable de efecto fijo	Tasa de descomposición (k , año ⁻¹)	Liberación de N (%)
a) Calidad de broza Estepa Patagónica, <i>ex situ</i> (Experimento 1)		
Concentración de C (%) en broza fresca		
Ecuación	3,57 - 0,06xCb	-0,11 - 0,02xCb
Anova (lme)	F _{1,9} = 6,39; p = 0,03	F _{1,9} = 1,02; p = 0,34
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,14 / 0,14	0,09 / 0,11
Concentración de N (%) en broza fresca		
Ecuación	1,125 - 0,62xNb	1,52 + 1,36xNb
Anova (lme)	F _{1,9} = 2,74; p = 0,13	F _{1,9} = 5,68; p = 0,041
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,04 / 0,06	0,21 / 0,21
Relación C:N en broza fresca		
Ecuación	0,66 + 0,002xC:Nb	0,31 - 0,006xC:Nb
Anova (lme)	F _{1,9} = 4,29; p = 0,0683	F _{1,9} = 18,16; p = 0,0021
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,07 / 0,09	0,57 / 0,57

Tabla 2.7. Continuación.

Variable de efecto fijo	Tasa de descomposición (k, año ⁻¹)	Liberación de N (%)
b) Calidad de broza <i>in situ</i> (Experimentos 2 y 3)		
Concentración de C (%) en broza fresca		
Ecuación	1,24 - 0,02xCb	0,37 - 0,003xCb
Anova (lme)	F _{1,17} = 166,82; p < 0,0001	F _{1,17} = 0,49; p = 0,49
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,88 / 0,88	0,01 / 0,42
Concentración de N (%) en broza fresca		
Ecuación	0,36 - 0,13xNb	0,93 + 1,02xNb
Anova (lme)	F _{1,17} = 1,12; p = 0,30	F _{1,17} = 23,01; p = 0,0002
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,05 / 0,89	0,44 / 0,82
Relación C:N en broza fresca		
Ecuación	0,29 + 0,0001xC:Nb	0,23 - 0,002xC:Nb
Anova (lme)	F _{1,17} = 0,24; p = 0,63	F _{1,17} = 49,90; p < 0,0001
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,01 / 0,89	0,62 / 0,82
c) Condiciones del ambiente (Experimentos 2 y 3)		
Concentración de C (%) en suelo (0-10 cm)		
Ecuación	0,25 + 0,13xCs	0,57 + 0,17xCs
Anova (lme)	F _{1,71} = 3,75; p = 0,0565	F _{1,69} = 0,65; p = 0,42
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,02 / 0,91	0,01 / 0,40
Concentración de N (%) en suelo (0-10 cm)		
Ecuación	0,30 + 0,21xNs	0,67 + 3,25xNs
Anova (lme)	F _{1,71} = 0,15; p = 0,70	F _{1,69} = 5,10; p = 0,03
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,00 / 0,88	0,10 / 0,40
Relación C:N en suelo (0-10 cm)		
Ecuación	0,26 + 0,006xC:Ns	0,44 - 0,006xC:Ns
Anova (lme)	F _{1,71} = 3,99; p = 0,0497	F _{1,69} = 0,32; p = 0,57
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,00 / 0,49	0,00 / 0,41
Densidad aparente del suelo		
Ecuación	0,25 + 0,07xDs	0,53 + 0,05xDs
Anova (lme)	F _{1,71} = 1,62; p = 0,21	F _{1,69} = 0,11; p = 0,74
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,01 / 0,89	0,00 / 0,44
Humedad del suelo		
Ecuación	0,32 - 0,25xHs	0,42 - 1,56xHs
Anova (lme)	F _{1,71} = 0,09; p = 0,76	F _{1,69} = 0,47; p = 0,49
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,00 / 0,88	0,01 / 0,43
Temperatura del suelo		
Ecuación	0,37 - 0,002xTs	0,99 + 0,02xTs
Anova (lme)	F _{1,71} = 0,52; p = 0,48	F _{1,69} = 7,41; p = 0,0082
Pseudo- r ² marginal / condicional	0,01 / 0,90	0,29 / 0,50

Nota: Las variables predictoras se incorporaron como efectos fijos en diferentes modelos mixtos (1 por variable) y se incluyó el efecto aleatorio el anidamiento de las muestras y los diferentes sustratos evaluados. Para los datos del jardín común (a) se utilizaron los tres sustratos originados en la Estepa (estático y dinámico con y sin pastoreo) anidados dentro de los bloques. Para los datos de los experimentos *in situ* (2 y 3) se utilizaron los datos de los cuatro sustratos (incluyendo el sustrato común, que se encontraban anidados dentro de cada bloque y condición de pastoreo). Los valores de bondad de ajuste (pseudo-r²) marginal describe la proporción de varianza explicada por el factor fijo y el valor condicional la explicada por conjunto de factores fijos y aleatorios (Nakagawa y Schielzeth 2013).

2.3.6. Efectos del pastoreo ponderados a escala de la comunidad

Los efectos del pastoreo persistieron e incluso incrementaron su importancia cuando las tasas de descomposición y la liberación de N de la broza se ponderaron y se integraron al conjunto de broza de la comunidad (kP y NlibP respectivamente). A la escala de parches, los sitios pastoreados presentaron una kP 24 % menor que los sitios clausurados (Figura 2.4 a), pero ese efecto sólo se verificó para la matriz de pastos esparcidos y no para las islas de arbustos y pastos (pastoreo x parche; Tabla 2.8). Las diferencias en la tasa de descomposición entre los parches de vegetación fueron mayores en las áreas con pastoreo que en las clausuras, siendo la kP mayor en las islas que en la matriz (Figura 2.4 a). En general, el NlibP fue un -6-11 % menor en las islas de arbustos y pastos que en la matriz de pastos esparcidos para ambas condiciones de pastoreo (Figura 2.4 b). Las áreas bajo pastoreo presentaron un 10 y 6 % menos NlibP de la broza de las islas y de la matriz, respectivamente que las áreas clausuradas (Figura 2.4 b.; Tabla 2.8). Estos efectos se mantuvieron al integrar los resultados a la escala de la comunidad completa según la cobertura proporcional de los tipos de parches. En promedio las áreas con pastoreo presentaron valores un 17 % y 7 % menores para la kP y el NlibP de la broza de la comunidad, respectivamente (Figura 2.4 c, d; Tabla 2.8).

El ejercicio de ponderación realizado fue sensible a la variación simulada de la intensidad de pastoreo (Escenario 1 vs. 2). La condición hipotética de una menor intensidad de pastoreo, con una mayor selección de los herbívoros que implicaría cambios composicionales sólo en las islas de arbustos y pastos (y no en la matriz), mostró diferencias en el NlibP. En este caso, el NlibP de la broza fue menor bajo pastoreo que en las clausuras en las islas pero no en la matriz (promedio \pm E. E., Islas: Sin P = 79 ± 2 % vs. P = $72 \pm 0,3$ %; Matriz: Sin P = 84 ± 1 % vs. P = 88 ± 1 %; Tabla 2.8). Como resultado, no hubo diferencias en el NlibP de toda la comunidad entre la clausura y el pastoreo leve simulado (Sin P = $83 \pm 1,6$ % vs. P = $84 \pm 0,7$ %; Tabla 2.8).

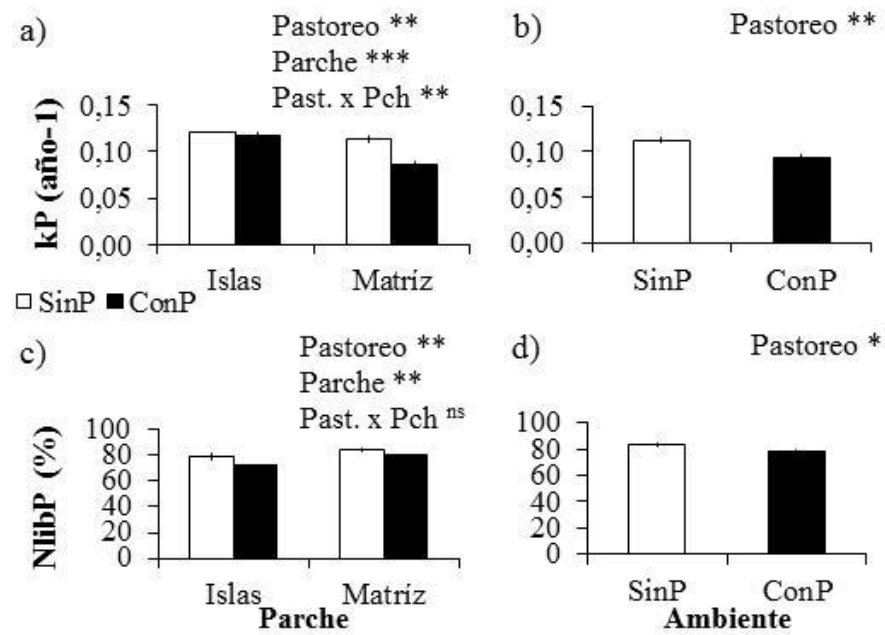


Figura 2.4. Efectos del pastoreo sobre las variables ponderadas de las tasas de descomposición (kP, paneles a y b) y el N liberado de la broza (NlibP, paneles c y d). Paneles a y c: Se multiplicaron las variables de funcionamiento por la cobertura relativa de componentes estáticos y dinámicos en los parches: islas de arbustos y pastos, y matriz de pastos de baja cobertura (Aguiar y Sala 1999), para ambas condiciones de pastoreo (SinP, barras blancas; ConP, barras negras). Paneles b y d: Funcionamiento de la comunidad completa de la broza aérea y expuesta. Se integraron y ponderaron los valores de los diferentes parches por la proporción de cada parche en la comunidad. Los símbolos indican el nivel de significancia de los efectos fijos para la condición de pastoreo (Past.) y el parche (Pch) en los modelos mixtos: ^{ns} $p > 0,1$; * $p < 0,05$; ** $p \leq 0,001$; *** $p \leq 0,0001$.

Tabla 2.8. Resultados del análisis para las tasa de descomposición y la liberación de N de la broza ponderados por la abundancia relativa de los diferentes componentes de la comunidad (kP y NlibP respectivamente), en los distintos niveles y escenarios analizados.

Nivel de análisis	Variable	Efecto fijo	F	p
A. Escenario 1. Carga moderada sin selección entre parches				
a) Ponderación Nivel 1: Parches de vegetación				
kP (año ⁻¹)	Pastoreo		23,06	0,0030
	Parche		46,66	0,0005
	Pastoreo x Parche		18,85	0,0049
NlibP (%)	Pastoreo		17,72	0,0056
	Parche		18,53	0,0051
	Pastoreo x Parche		0,78	0,41
b) Ponderación Nivel 2: Comunidad completa				
kP (año ⁻¹)	Pastoreo		22,71	0,0089
NlibP (%)	Pastoreo		9,65	0,0360
B. Escenario 2. Simulación de una carga moderada-leve.				
c) Ponderación Nivel 1: Parches de vegetación				
kP (año ⁻¹)	Pastoreo		27,96	0,0019
	Parche		47,09	0,0005
	Pastoreo x Parche		24,31	0,0026
NlibP (%)	Pastoreo		1,62	0,25
	Parche		290,30	0,0001
	Pastoreo x Parche		14,97	0,0083
d) Ponderación Nivel 2: Comunidad completa				
kP (año ⁻¹)	Pastoreo		27,56	0,0063
NlibP (%)	Pastoreo		0,30	0,62

Nota: Las variables en el nivel de ponderación 1 (a y c) se analizaron con modelos lineales mixtos de efectos fijos (g.l. error = 6) y las variables del nivel de ponderación 2 (b y d) con modelos lineales de efectos fijos (g.l. error = 4).

2.4. DISCUSIÓN

En este estudio se evaluaron los efectos del pastoreo ovino en la estepa Patagónica sobre la tasa de descomposición y la liberación/retención en la broza. Se observaron cambios del pastoreo sobre la vegetación, a través de sus efectos en la calidad de broza, y sobre las condiciones del ambiente. Dichos efectos no promovieron efectos importantes en la tasa de descomposición de la hojarasca de los componentes dinámicos y estáticos de la vegetación, aunque la tendencia fue una descomposición más lenta bajo pastoreo. Sin embargo, el pastoreo de largo plazo generó una clara desaceleración del reciclado de N durante la descomposición, a través de reducir la calidad del componente dinámico de la vegetación y cambiar las condiciones del ambiente (observado en el componente estático la vegetación). Los resultados de este trabajo demostraron la existencia de un desacople importante entre los impactos del pastoreo ovino sobre las tasas de descomposición y el reciclado de N durante la misma en la Estepa Patagónica. Los efectos del pastoreo persistieron o incluso incrementaron en importancia cuando se integraron los efectos sobre las vías de la vegetación del ambiente y se ponderaron las

variables considerando la distinta composición y abundancia de los componentes de la hojarasca en la matriz de vegetación del Distrito Occidental.

2.4.1. Efectos del pastoreo mediados por la vegetación y el ambiente

Las tasas de descomposición de la broza y la liberación de N de la misma estuvieron reguladas por diferentes variables de calidad de sustrato y de sitio. El contenido de C en la broza de diferentes componentes de la vegetación, posiblemente asociado a la estructura de los tejidos, y la relación C:N en el suelo regularían las tasas de descomposición. Por otro lado, la concentración de N en la broza y en el suelo, y la temperatura del suelo regularían la liberación de N de la broza en descomposición (Tabla 2.7). Parton *et al.* (2007) remarcaron que los patrones de liberación de N en la broza a nivel global presentaban una asociación más estrecha con el contenido de N inicial de la misma que con las condiciones del clima, del suelo o la biota, a diferencia de las tasas de descomposición que se asocian en mayor medida al gradiente climático de origen. Manzoni *et al.* (2008) muestran que la liberación de N de la broza depende de la calidad inicial y de los requerimientos estequiométricos de los descomponedores. En escalas locales, en la estepa patagónica Yahdjian *et al.* (2006) observaron que las tasas de descomposición respondían a variaciones en los pulsos de agua, pero no la liberación de N en la broza ni la mineralización de N en el suelo. Recientemente en la Región austral del Monte también se observaron controles distintos en las tasas de descomposición y el reciclado de N (Bosco *et al.* 2016). Este estudio incorpora el rol del pastoreo como un regulador de dichos controles en los distintos componentes de la vegetación.

El pastoreo ovino afectó la calidad de la broza, ya que incrementó un 82 % la relación C:N en la broza fresca del componente dinámico de la vegetación, es decir aquellas especies cuya abundancia y composición responde más rápidamente al pastoreo. Dichos cambios en la calidad estarían asociados al consumo selectivo de las especie más palatables (en la estepa *P. ligularis* y *B. pictus*). En consecuencia en la comunidad bajo pastoreo se incrementa la dominancia de especies menos seleccionadas por las ovejas (*P. speciosa*), que suelen presentar bajo contenido de N y alto contenido de lignina en sus hojas respecto a las otras especies (Augustine y McNaughton 1998; Adler *et al.* 2004; Semmartin *et al.* 2004). El efecto sobre la calidad del componente dinámico de la vegetación impactó en forma importante en el reciclado de N en la broza, pero no en la tasa de descomposición. Este resultado fue consistentemente observado tanto en los experimentos de jardín común como *in situ* (Tabla 2.3; Figura 2.3). Los efectos del pastoreo mediados por la calidad de mezclas de especies en la broza sobre las tasas de descomposición en otros sistemas similares han sido neutros (Giese *et al.* 2009) y/o con tendencias a acelerar (Güsewell *et al.* 2005) o enlentecer las mismas (Wang *et al.* 2015). La menor liberación de N en la broza asociada al pastoreo doméstico también fue observada en otros sistemas áridos y semiáridos (Shariff *et al.* 1994; Frank *et al.* 2000; Carrera *et al.* 2008), y en ocasiones directamente vinculada a la intensidad de pastoreo (Han *et al.* 2008).

La influencia histórica del ganado ovino en la estepa promovió cambios en las condiciones del ambiente para la descomposición aunque en baja magnitud, concordando con antecedentes en otros sistemas áridos (Bakker *et al.* 2009; Schrama *et al.* 2013; Eldridge *et al.* 2016). El pastoreo incrementó la densidad aparente del suelo y además redujo su contenido de C y N, lo que en conjunto generó que los stocks de C y N en el suelo no fueran alterados (Tabla 2.4). También redujo la humedad del suelo en

algunos momentos del año, concordando con lo observado en otras estepas (Schrama *et al.* 2013), pero no se observaron cambios importantes en la temperatura del suelo. Dichos efectos generaron cambios leves o imperceptibles en la tasa de descomposición y el N remanente en la broza (experimento 2, componente estático y común *in situ*). No obstante se observó una tendencia consistente del pastoreo a enlentecer el reciclado de C y N mediante los cambios en las condiciones del ambiente. La tasa de descomposición en sitios bajo pastoreo tendió a ser menor en los dos sustratos comunes evaluados (festuca y componente estático), y se observó un incremento en la retención de N en el componente estático. Vale remarcar que es posible que especialmente la selección del tipo de material del componente estático realizado para este estudio (partes leñosas), genere efectos distintos respecto a otros componentes de las mismas especies (i.e. hojas, flores, frutos), cuya composición química puede ser marcadamente diferente (Hobbie 2015). En algunos trabajos de sistemas áridos en general se han observado efectos del pastoreo mediados por la calidad del ambiente nulos o poco consistentes (Güsewell *et al.* 2005; Giese *et al.* 2009), mientras que otros no han separado los efectos mediados por la calidad de broza y la calidad del ambiente (Carrera *et al.* 2008; Wang *et al.* 2015).

El experimento de trasplantes recíprocos indicó una interacción marginal entre los efectos del pastoreo mediados por cambios en la calidad de broza y en las condiciones del ambiente (Figura 2.3). La broza del componente dinámico de sitios bajo pastoreo se descompuso más rápido en su ambiente de origen que en las clausuras. Dicha tendencia sugeriría un efecto de afinidad de la comunidad del suelo en los sitios con pastoreo para descomponer la menor calidad de broza generada por la vegetación local (Gholz *et al.* 2000; Austin *et al.* 2014; Veen *et al.* 2015), apoyando la tercera hipótesis particular propuesta por esta tesis (ver Capítulo 1), y la tercer predicción de este capítulo. No obstante dicho efecto de afinidad no fue consistente en la condición sin pastoreo, ni en la dinámica de N durante la descomposición. Los estudios donde se evaluó la influencia del pastoreo sobre la interacción vegetación x ambiente mediante evaluaciones de trasplantes recíprocos se realizaron en sistemas más húmedos, en general no se han hallado evidencias en ecosistemas de estepa árida (ver Capítulo 1, Tablas 1.1 y 1.2). También las evidencias de afinidad entre descomponedores y origen de los sustratos en general provienen también de ecosistemas de pastizal y bosque templados (Veen *et al.* 2015). Los resultados de este experimento sugieren la existencia de cierta afinidad y/o cambio en la composición de las comunidades del suelo asociadas a la influencia histórica del pastoreo ovino. No obstante es necesario realizar una exploración con mayor nivel de detalle y estudiar los posibles mecanismos intermediarios (Freschet *et al.* 2012; Austin *et al.* 2014; Veen *et al.* 2015).

2.4.2. Desacople de efectos sobre la tasa de descomposición y el reciclado de N

Los resultados mostraron una notable diferencia en la magnitud de efectos del pastoreo sobre la tasa de descomposición y sobre el reciclado de N durante la misma. En los sistemas áridos se ha destacado la importancia del control de la radiación sobre la descomposición de la broza expuesta (fotodegradación), respecto de la descomposición biológica (Austin y Vivanco 2006). También se ha sugerido que dicho fenómeno podría atenuar los efectos del pastoreo en la tasa de descomposición (Golluscio *et al.* 2009; Wang *et al.* 2015) y en la liberación de N de la broza (Parton *et al.* 2007). Es posible que los escasos cambios del pastoreo en la descomposición sean el resultado del balance entre un efecto desacelerador sobre la degradación biótica por la menor calidad de la

broza y un efecto acelerador en la fotodegradación al incrementarse el contenido de lignina de la broza, o bien a una dominancia de dicho proceso independientemente de la calidad de los sustratos (Austin y Vivanco 2006; Parton *et al.* 2007; Yahdjian y Sala 2008; Golluscio *et al.* 2009). Recientemente se ha identificado que la fotodegradación, al degradar la lignina de los tejidos, incrementa también su exposición a la descomposición biótica, por lo que tejidos con mayor contenido de lignina tenderían a presentar altas tasas de descomposición en áreas expuesta a la radiación (Austin *et al.* 2016).

La alta sensibilidad de la liberación de N al pastoreo observada en este estudio sugiere que el control biótico, a través de la calidad de los tejidos y de la respuesta de los descomponedores a los mismos, toma un rol importante en impacto del pastoreo sobre el reciclado de N en la broza expuesta (Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008). Dicho efecto se produciría bajo un ambiente con alta exposición a la radiación visible, que estimularía la degradación de parte de los tejidos por ambas vías, abiótica y biótica (Austin y Vivanco 2006; Austin y Ballaré 2010; Austin *et al.* 2016). No está claro aún cómo la radiación puede influir al reciclado de N y su relación con la calidad de tejidos. En un metanálisis reciente se indicó que la alta radiación actuaría indirectamente sobre el reciclado de N durante la descomposición biológica, por ejemplo inhibiendo su inmovilización (Wang *et al.* 2014). En tal caso, la reducción en la calidad de la broza que generó el pastoreo puede haber atenuado dicha inhibición. Contrariamente, Bosco *et al.* (2016) observaron que el efecto de la radiación UV no generaba cambios en la liberación de N de la broza, sino que dicho proceso dependía exclusivamente del contenido inicial de N en los tejidos. El presente estudio no permite apreciar los controles asociados a la mayor o menor influencia de la radiación, dado que los experimentos no incluyeron tratamientos cubiertos de la misma.

Es posible que los efectos del pastoreo sobre la liberación de N en la broza se relacionen con el bajo contenido de N de *P. speciosa*, cuya dominancia se incrementa en la comunidad bajo la influencia de herbívoros (Semmartin *et al.* 2004; Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008; De Vries y Bardgett 2016). Curiosamente en un estudio en el mismo sitio (Yahdjian *et al.* 2006) los valores de liberación de N para dicha especie son muy similares a los del componente dinámico con pastoreo del presente estudio. La dominancia de *P. speciosa* sería altamente variable con la intensidad de pastoreo (Oñatibia *et al.* 2015). En estepas de China (Han *et al.* 2008) se observó también una menor liberación de N con la intensificación del pastoreo, pero a niveles de intensidad muy altas dicha liberación de N aumentaría. Algo similar podría ocurrir en nuestro sistema de estudio, donde la intensificación del pastoreo generaría una disminución en la dominancia de *P. speciosa* y el incremento de *P. humilis* (Oñatibia *et al.* 2015), que presenta mayor concentración de N en su broza (Semmartin *et al.* 2004).

También se observó un efecto marginal del pastoreo mediado por cambios en las condiciones del ambiente sobre la liberación de N del componente estático de la vegetación. El pastoreo podría estimular la retención de N en la broza al modificar la concentración de N del suelo (Tabla 2.3) y/o la composición de la comunidad de descomponedores. Dichos efectos podrían variar en forma importante entre micrositios generados por los distintos parches de vegetación, dada su diferente exposición a la radiación (Austin y Vivanco 2006; González-Polo y Austin 2009; Araujo *et al.* 2012; Wang *et al.* 2014) y también por diferencias en la recurrencia de los animales a los diferentes parches (Cipriotti y Aguiar 2005; Vaieretti *et al.* 2013). En la estepa Patagónica se ha observado inmovilización neta de N durante la descomposición de *B.*

pictus debajo de arbustos (Araujo *et al.* 2012), contradiciendo el patrón global observado en sistemas áridos con alta exposición a la fotodegradación que tienden a liberar N durante la descomposición (Pastor *et al.* 2007). Dado que dicha especie presenta un alto contenido de N en su broza (Adler *et al.* 2004; Semmartin *et al.* 2004), y que la retención de N se asocia negativamente al contenido de N en los tejidos (Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008), puede esperarse que la liberación de N en la broza de menor calidad sea aún menor en áreas protegidas de la radiación que en áreas expuestas. Sin embargo, como se marcó anteriormente, recientemente se han encontrado evidencias contrapuestas en el Monte Patagónico, donde la liberación de N en las mezclas de broza tanto de pastos como de arbustos perennes fue insensible a diferentes niveles de radiación UV (Bosco *et al.* 2016).

Estos resultados sugieren un interrogante interesante respecto al significado de una menor liberación, o mayor retención, de N en la broza para el funcionamiento del ecosistema. En un ecosistema como la estepa patagónica donde la mineralización de N es muy baja (Austin *et al.* 2006) y las pérdidas de N son muy altas (Yahdjian y Sala 2010), que el N se retenga por determinado tiempo en la broza podría representar una reserva del nutriente. Por ejemplo el N podría incorporarse en forma directa para los organismos del suelo, a través de interacciones tróficas entre los mismos, y también podría ocurrir que el proceso de mineralización ocurra en áreas más fácilmente accesibles para las plantas (Frank *et al.* 2000). Tal función es muy importante para la dinámica de un elemento móvil en un sistema como el patagónico, en donde existe agua que drena en profundidad con las lluvias en invierno y primavera, pudiendo ser poco accesible para algunas especies vegetales (Sala *et al.* 1989). Pero si el N se retiene en la broza por periodos muy largos, también pueden incrementarse las limitaciones del nutriente para las plantas y los organismos del suelo con altos requerimientos (Wedin y Tilman 1996; Golluscio *et al.* 2009; Oñatibia *et al.* 2015). Dichos efectos pueden impactar en la composición e invasibilidad de la comunidad (Ritchie *et al.* 1998), en el reciclado de C (Austin *et al.* 2006), y tener implicancias en la emisión de gases de efecto invernadero (Wolf *et al.* 2010; de Vries y Bardgett 2016).

2.4.3. Efectos del pastoreo sobre la comunidad completa

La atenuación del pastoreo sobre la liberación de N de la broza persistió cuando se integraron los efectos y se ponderaron por la abundancia relativa de los diferentes componentes de la comunidad (NlibP, Figura 2.4 c, d), incluyendo los componentes estáticos y dinámicos de la vegetación y los dos tipos de parches del mosaico. Como se discutió anteriormente dicho efecto podría ser dependiente de la intensidad de pastoreo y las implicancias sobre el suelo y la vegetación (Han *et al.* 2008; Golluscio *et al.* 2009; Oñatibia *et al.* 2015; Chen *et al.* 2015; Wang y Wesche 2016). El efecto en la liberación de N de la broza dependió de la magnitud de cambio en la composición de pastos de la matriz asociada a la intensidad del pastoreo (Escenario 1 vs. 2, Tabla 2.8; Cipriotti y Aguiar 2005). El pastoreo también disminuyó la tasa de descomposición ponderada (kP) en la matriz de pastos y dicho efecto fue lo suficientemente importante para continuar siendo observable al nivel de la comunidad completa (incluyendo las islas que no presentaban efectos del pastoreo, Figura 2.4 a, b). Este resultado, que concuerda con la hipótesis inicial, no se observó al nivel de las bolsas de descomposición. Ello sugiere que existieron efectos aditivos del pastoreo sobre la calidad de la vegetación y sobre las condiciones del ambiente que se hicieron evidentes sólo al considerar todos los componentes de la comunidad (estáticos, dinámicos y parches).

Este trabajo indica que el escalamiento o ponderación de los efectos del pastoreo en el proceso de descomposición es un paso fundamental para comprender, predecir y manejar el funcionamiento del ecosistema. Aunque la metodología utilizada se apoyó sobre varios supuestos, previamente explicitados en la sección de metodología, se trata de un ejercicio que en general no es aplicado en el estudio del impacto de disturbios como el pastoreo en el ecosistema. El análisis realizado en este Capítulo permite apreciar que el impacto resultante del pastoreo puede depender de la inclusión de los efectos sobre distintos componentes de la vegetación según las vías del impacto del pastoreo (vegetación y/o ambiente), de sus variaciones en composición y de los tipos de parches considerados.

2.4.4. Conclusiones

Los resultados de este Capítulo revelaron que el pastoreo ovino en intensidades moderadas enlenteció los flujos de C y especialmente de N durante la descomposición de broza. Los efectos mediados por la vegetación a través de cambios en la calidad de broza del componente dinámico fueron más importantes de lo esperado, especialmente en el reciclado de N. Algunos resultados sugieren que los cambios en las condiciones del ambiente también desaceleraron los procesos, posiblemente al enlentecer la actividad de los organismos del suelo, aunque podría haber efectos aceleradores que hayan sido enmascarados, por ejemplo asociados con la afinidad de los descomponedores como se observó en el trasplante recíproco. Los efectos en la tasa de descomposición solo se hicieron evidentes cuando se ponderaron los efectos a todos los componentes de la comunidad. La integración de estas dos vías de efectos del pastoreo y su conjugación con la heterogeneidad de componentes del sistema aportó un enfoque interesante en este estudio, que en general no ha sido considerado en estudios que relacionan el efecto del pastoreo sobre el proceso de descomposición. Sería posible incrementar la capacidad de predicción de este estudio si se incorporaran otros factores que consideren la variación de rasgos de la vegetación y el microambiente dentro del ecosistema. El manejo de la carga de pastoreo puede ser un regulador crucial de los impactos del pastoreo ovino en el funcionamiento de la estepa Patagónica (Golluscio *et al.* 2009, Oñatibia *et al.* 2015; Chen *et al.* 2015). Notablemente, tanto la exclusión prolongada como la intensificación del pastoreo tenderían a incrementar los flujos de C y N desde el material vegetal senescente.

CAPÍTULO III

**Interacción entre el pastoreo y la heterogeneidad espacial de la
vegetación como determinantes de la descomposición y el reciclado de
N en la broza de un arbustal cálido**

3.1. INTRODUCCIÓN

Dentro de un mismo ecosistema, la descomposición de la broza vegetal puede variar sustancialmente entre distintas comunidades o entre parches con distintas condiciones micro-climáticas, calidad y cantidad de hojarasca sobre el suelo (Pucheta *et al.* 2006; Arriaga y Maya 2007; Noe y Abril 2008; Bisigato *et al.* 2009; Carrera y Bertiller 2013). Como se describió en el Capítulo 2, los sistemas áridos y semiáridos se caracterizan por la disposición de la vegetación en parches de alta y baja cobertura del suelo (Noy-Meir 1973; Aguiar y Sala 1999), por lo que presentan una heterogeneidad física y biológica a distintas escalas que puede influenciar fuertemente el funcionamiento del ecosistema (Sala y Aguiar 1999; Bisigato *et al.* 2009). El pastoreo puede alterar la heterogeneidad espacial de la vegetación a distintas escalas (Senft *et al.* 1987), cambiando el grado de asociación espacial entre la composición florística y el ambiente abiótico (Bisigato y Bertiller 1997; Chaneton 2005; Bertiller *et al.* 2009). En particular, aún se conoce poco cómo interactúan la heterogeneidad estructural de estos sistemas con los cambios del pastoreo sobre la calidad de la vegetación y las condiciones del ambiente (ver Capítulo 1), que a su vez modulan procesos clave del ecosistema como la descomposición de hojarasca (Güsewel *et al.* 2005; Augustine y McNaughton 2006; Fornara y Du Toit 2008; Carrera *et al.* 2009, 2013; Vaieretti *et al.* 2010, 2013).

Vaieretti *et al.* (2010, 2013) evaluaron la descomposición en parches dentro de una comunidad de pastizal húmedo, que diferían en su intensidad de pastoreo. En su trabajo observaron que el proceso de descomposición presentaba mayor sensibilidad a las condiciones ambientales locales de los parches que a los cambios asociados al pastoreo en la calidad de broza y el aporte de deyecciones. Algunos estudios en sistemas semiáridos también evaluaron los efectos asociados a la influencia de grandes herbívoros en distintos parches sobre las tasas de descomposición de sustratos comunes (Fornara y Du Toit 2008; Lindsay y Cuhningham 2009; Chillo y Ojeda 2014) y de la mezcla local de hojarasca (Carrera *et al.* 2008, 2013). Los efectos en la descomposición mediados por cambios del pastoreo en las condiciones del ambiente entre parches fueron variables o nulos (e.g. Carrera *et al.* 2008; Fornara y Du Toit 2008; Lindsay y Cuhningham 2009). En un mesocosmos se observaron menores tasas de descomposición del mantillo del Monte Patagónico originado en áreas bajo pastoreo que en áreas clausuradas, debido a los cambios generados en la calidad de hojarasca (Carrera y Bertiller 2013), pero al evaluar la descomposición *in situ* se observaron efectos inversos (i.e. tasas más rápidas) y equivalentes entre parches con alta y baja cobertura del suelo (Carrera *et al.* 2008).

De lo anterior se desprende que para comprender los cambios que genera el pastoreo en estos sistemas espacialmente heterogéneos es necesario considerar conjuntamente las vías de cambios en la vegetación y el ambiente en interacción con su fisonomía y heterogeneidad intrínsecas. En el Capítulo 2 de esta tesis se observó que la diferente composición relativa de los componentes de la vegetación denominados estáticos y dinámicos (ver Capítulo 1) entre parches del mosaico de vegetación podría generar diferencias en los efectos del pastoreo sobre el proceso de descomposición. El impacto del pastoreo sobre el reciclado de C y nutrientes sería mediado tanto por cambios en la composición de la hojarasca producida por la comunidad vegetal entera, como por las modificaciones generadas en el ambiente de descomposición en los distintos parches de la comunidad (Bardgett y Wardle 2003; Carrera *et al.* 2008, 2013; Vaieretti *et al.* 2010, 2013; Poca *et al.* 2015).

La relevancia de los efectos del pastoreo puede depender de la escala o nivel de organización evaluados (ver hipótesis general de la tesis, Capítulo 1). Por ejemplo, es esperable que los efectos del pastoreo se encuentren en mayor medida mediados por la la vegetación, a partir de cambios en la calidad de broza, entre comunidades locales que presentan diferencias en su composición y estructura, y cuya vegetación podría responder de manera diferente al impacto histórico del pastoreo (Figura 3.1). Por otro lado, a escala de los parches dentro de una comunidad, se harían más relevantes los efectos del pastoreo sobre las condiciones micro-ambientales. Ello es debido a que serían menores los cambios composicionales en pequeña escala, pero las implicancias de la selección de parches en las propiedades del suelo se harían más evidentes. No obstante, estas predicciones han sido poco evaluadas en conjunto (Frank y Grofman 1998; Vaieretti *et al.* 2010; 2013), especialmente en sistemas áridos y semiáridos (Carrera *et al.* 2008; 2013). A su vez, resulta interesante evaluar cómo se integra la heterogeneidad espacial a escala de parches generando los flujos de C y N a escala de la comunidad, en zonas con y sin pastoreo.

La vegetación del arbustal de la región central de la provincia fitogeográfica del Monte presenta distintas comunidades edáficas y que a su vez internamente exhiben la heterogeneidad característica de sistemas áridos y semiáridos, con variaciones importantes en la composición y estructura de la vegetación y en las propiedades del suelo (Bisigato *et al.* 2009). El ganado doméstico consume principalmente el estrato herbáceo dominado por gramíneas perennes y, en general, no se han observado cambios evidentes en el estrato de las leñosas dominantes entre áreas con distinta historia de pastoreo (Gonnet 1998; Rossi 2004; Chillo y Ojeda 2014). Así, es posible clasificar la vegetación en los componentes estáticos y dinámicos definidos para esta tesis de acuerdo con su sensibilidad ante cambios en la presión de pastoreo (ver Capítulo 1). Ambos tipos de broza podrían caer en parches (micrositios) con diferente grado de cobertura, exposición solar y suelo desnudo. Por lo tanto, dicho sistema es ideal para evaluar en qué medida el efecto del pastoreo sobre la descomposición de broza depende del parche considerado dentro de una comunidad y del tipo de comunidad dentro del mismo paisaje o contexto climático. Además, se trata de un sistema semiárido de régimen mediterráneo cuyo estrato herbáceo está dominado por especies C4, por lo que representan un contexto diferente al estudio realizado en la Estepa Patagónica (Capítulo 2).

Los objetivos de este Capítulo fueron: (1) evaluar el impacto del pastoreo doméstico sobre la descomposición y liberación de N en la broza depositada por los componentes estáticos y dinámicos en distintas comunidades edáficas características del arbustal del Monte central; (2) determinar si el efecto del pastoreo es mediado por cambios en la vegetación a través de cambios en la calidad de la broza del componente dinámico, cambios en las condiciones del ambiente de diferentes comunidades y parches, o por la interacción entre ambos factores; (3) integrar a escala de la comunidad los efectos del pastoreo observados en los distintos parches (Turner *et al.* 1986; Poca *et al.* 2015), teniendo en cuenta la proporción de broza aportada por los componentes estático y dinámico de la vegetación y la cobertura relativa de los parches en la comunidades pastoreadas y no pastoreadas.

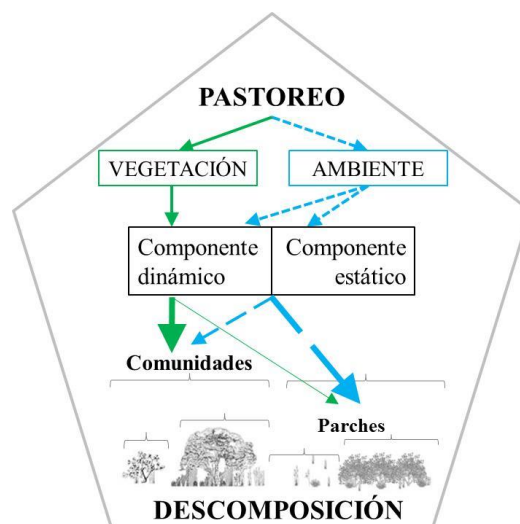


Figura 3.1. Efectos del pastoreo en el reciclado de C y N durante la descomposición de broza en un ecosistema con dos dimensiones estructurales: comunidades edáficas y parches con distinta cobertura de vegetación. Las flechas indican la influencia del pastoreo sobre los componentes del sistema y su grosor representa la magnitud hipotética del efecto. Los cambios ocurrirían de manera diferente en las dos dimensiones mencionadas, las líneas continuas marcan los efectos del pastoreo a través de la vía de la vegetación y las punteadas a través de la vía del ambiente. Para mayor descripción ver Capítulo 2, Figura 2.1.

3.2. MÉTODOS

3.2.1. Sitio de estudio

El estudio se realizó en la Reserva de la Biósfera de Ñacuñán y sus alrededores, en la Provincia de Mendoza ($34^{\circ} 02' S$, $67^{\circ} 55' O$; Figura 3.2). El clima es semiárido, con veranos cálidos y relativamente húmedos, e inviernos fríos y secos (López de Casenave 2001). La precipitación media anual es de 334 mm, con una marcada estacionalidad (78 % se concentran en primavera-verano) y gran variabilidad interanual. La temperatura media anual es de $15,6^{\circ}C$ y el balance hídrico es deficitario la mayor parte del año (López de Casenave 2001). La vegetación en esta región comprende un mosaico bien definido en el cual dominan las comunidades denominadas localmente “algarrobal” y “jarillal”. Las dos comunidades vegetales mencionadas se desarrollan sobre suelos con textura contrastante (fina y gruesa) y se encuentran intercaladas espacialmente, formando un mosaico de jerarquía o escala superior al de los parches expuestos o sombreados. Este mosaico de grandes manchones se repite adentro y afuera de la reserva en áreas sometidas al pastoreo doméstico (Figura 3.2).

La comunidad del algarrobal es un bosque abierto de algarrobo (*Prosopis flexuosa*) en una matriz de matorral dominada por *Larrea divaricata* y normalmente se la encuentra en interfluvios de la llanura con suelos franco-arenosos. La comunidad del jarillal es un matorral alto dominado por *Larrea cuneifolia* que aparece en las depresiones con suelos más arcillosos (Cabrera 1976; Rossi 2004). En el algarrobal *P. flexuosa* tiene una cobertura de 10-20 %, siendo la especie con mayor (50 %) biomasa aérea (Guevara *et al.* 2009; Álvarez *et al.* 2009). En el estrato arbóreo también aparece el chañar (*Geoffroea decorticans*); en el arbustivo *Larrea divaricata* representa el 15 % de la biomasa aérea total (Marone 1991; Rossi 2004; Guevara *et al.* 2009). En el estrato

herbáceo predominan las gramíneas, con una cobertura de 25-50% (Marone 1991), destacándose *Pappophorum spp.*, *Digitaria californica*, *Trichloris crinita*, *Aristida spp.*, *Sporobolus cryptandrus* y *Setaria leucopila*. Todas las gramíneas, con excepción de *Stipa spp.*, tienen metabolismo C4 y la mayoría son perennes. Muchas especies dicotiledóneas contribuyen al estrato herbáceo, aunque su presencia y cobertura (menor a las gramíneas) es errática ya que cambia mucho entre años en respuesta a las precipitaciones (Marone 1991). En la comunidad del jarillal *L. cuneifolia* representa el 30-40% de la cobertura total (Marone 1991); la cobertura y composición específica de las gramíneas y de otros arbustos bajos es muy similar a la presente en el algarrobal (Gonnet 1998; Carrera *et al.* 2009).

Ambas comunidades contienen una fuerte heterogeneidad espacial a una escala más fina, generada por parches con distinta cobertura de suelo, estructura y composición florística (Bisigato *et al.* 2009). La hojarasca de *P. flexuosa* presenta mayor concentración foliar de N y menor relación C/N comparada con la de *Larrea spp.* (Asner *et al.* 2003). También se ha observado que la mayor presencia de la leguminosa *P. flexuosa* en el algarrobal tiene influencia sobre las propiedades del suelo y la distribución espacial de las especies (Rossi 2004). Las dos especies de jarilla se diferencian por su arquitectura y química foliar. *L. cuneifolia* (jarillal) tiene estructura plana y orienta sus ramas en sentido norte-sur; *L. divaricata* (algarrobal) es un arbusto de estructura globosa y con menor relación C/N en las hojas que la primera (Asner *et al.* 2003; Rossi 2004). La cantidad de residuos vegetales cambia entre parches, con una mayor cantidad acumulada debajo de árboles y arbustos, y sólo un 10 % de la broza total en micrositios expuestos sin vegetación leñosa (Álvarez *et al.* 2009). A pesar estas diferencias, estudios precedentes han indicado que las comunidades no difieren marcadamente en cobertura del suelo (Gonnet 1998; Asner *et al.* 2003), ni en los niveles de C y N totales en el horizonte superficial, aunque sí se han observado variaciones entre parches cubiertos y expuestos, siendo mayores los stocks de C y N en los cubiertos (Asner *et al.* 2003).

La cría de vacunos es una de las actividades económicas de mayor extensión en el Monte Central de Argentina (Guevara *et al.* 2009). En general, no se realiza un manejo del pastoreo planificado a largo plazo. La dieta de los bovinos se compone en un 75 % de gramíneas a lo largo de todo el año (Guevara *et al.* 1996). Guevara *et al.* (1996) clasificaron las especies del Monte por su respuesta al ganado entre las especies más preferidas y las rechazadas. El pastoreo intenso reduce la cobertura total y la frecuencia de los pastos preferidos por el ganado (Guevara *et al.* 1996; Gonnet 1998; Sassi *et al.* 2009), aumenta la compactación del suelo (Vázquez *et al.* 2008) y puede reducir el contenido de C y N orgánico del suelo (Asner *et al.* 2003). Las jarillas (*Larrea spp.*) no son consumidas dado su alto contenido de compuestos secundarios (Guevara *et al.* 1996). No se han observado cambios importantes en la cobertura y diversidad de arbustos y árboles (Gonnet 1998; Rossi 2004), aunque sí una mayor densidad de adultos de *P. flexuosa* en sitios no pastoreados (Aschero y Vázquez 2009).

3.2.2. Diseño experimental

El estudio consideró el contraste de ambientes no pastoreados que se ubicaron dentro de la reserva de Ñacuñán, con ambientes con influencia histórica de pastoreo bovino que se localizaron en un establecimiento ganadero lindante sujeto al manejo extensivo tradicional de la ganadería en la región (Rossi 2004). La Reserva ha permanecido libre de ganado doméstico desde 1971. Los sitios pastoreados se localizaron en un potrero de 800 ha donde la carga fue leve en los últimos 15 años e

intensa en períodos anteriores y durante el último año del experimento (comunicación personal con encargado del establecimiento). La carga ganadera promedio bajo pastoreo fue estimada en 0,1 UG/ha (Rossi 2004). El diseño abarcó la heterogeneidad espacial de la vegetación en dos niveles: las comunidades de jarillal y algarrobal, y dentro de cada una parches con diferente cobertura del suelo.

Se seleccionaron 3 pares (bloques) de sitios que contenían ambas comunidades y un área sin pastoreo dentro de la Reserva y otra área pastoreada en el establecimiento vecino (Figura 3.2). Los sitios apareados pertenecieron a la misma comunidad vegetal (algarrobal o jarillal) y estuvieron distanciados más de 800 m del alambrado que dividía las dos condiciones de pastoreo. Los pares de sitios definidos para las dos comunidades fueron intercalados a lo largo de un eje norte-sur de 20 km de largo, siguiendo el patrón natural del mosaico de vegetación. Este diseño con un patrón intercalado de comunidades permitió reducir las limitaciones inherentes a la imposibilidad de aleatorizar la posición relativa de los sitios pastoreados y no pastoreados. En el jarillal se consideraron dos parches: bajo jarilla (*L. cuneifolia*) y áreas expuestas de suelo desnudo. En el algarrobal, se definieron tres parches: bajo algarrobo (*P. flexuosa*), bajo jarilla (*L. divaricata*) y áreas expuestas. En cada sitio de estudio (12 en total) se seleccionaron 2 sub-réplicas que contenían un parche de cada tipo, lo que resultó en un total de 24 parches de la comunidad del jarillal y 36 parches de la comunidad del algarrobal (total = 60 parches). En dichas unidades se efectuaron mediciones ambientales y se realizaron los experimentos de descomposición de hojarasca.

3.2.3. Caracterización de la vegetación

Se realizaron censos de biomasa de hojarasca y de cobertura en pie de especies en las distintas comunidades (jarillal y algarrobal) y condiciones de pastoreo (exclusión vs. pastoreo histórico). Los censos de hojarasca se realizaron en abril de 2010; se recolectó la broza del suelo a lo largo de una transecta de 50 m a intervalos de 5 m (10 estaciones), en cada bloque (n=3) y para cada comunidad y condición de pastoreo (Figura 3.2). La broza comprendió el material muerto caído o en pie (en el caso de pastos) presente en un marco de 1 m². Las muestras se tamizaron y pesaron para determinar la biomasa de broza total de cada sitio. Los pastos se separaron y pesaron por especie en cada muestra. Una sub-muestra se secó en estufa de 60 °C para determinar el contenido de humedad y transformar los datos a peso seco.

Los censos de cobertura de la vegetación en pie se realizaron en abril de 2011, mediante 2 transectas de 25 m por bloque (N=3), comunidad y condición de pastoreo. Las transectas se ubicaron en forma paralela al alambrado (norte-sur) en los algarrobales y en sentido perpendicular al mismo (oeste-este) en los jarillales, respetando el diseño natural de los parches de vegetación. En 5 estaciones por transecta (cada 5 m) se delimitaron áreas de 4 m² donde se registró el tipo de parche y se estimó la cobertura total, de especies herbáceas mono y dicotiledóneas, de árboles, arbustos, costras biológicas, deyecciones bovinas y de otros animales y broza.

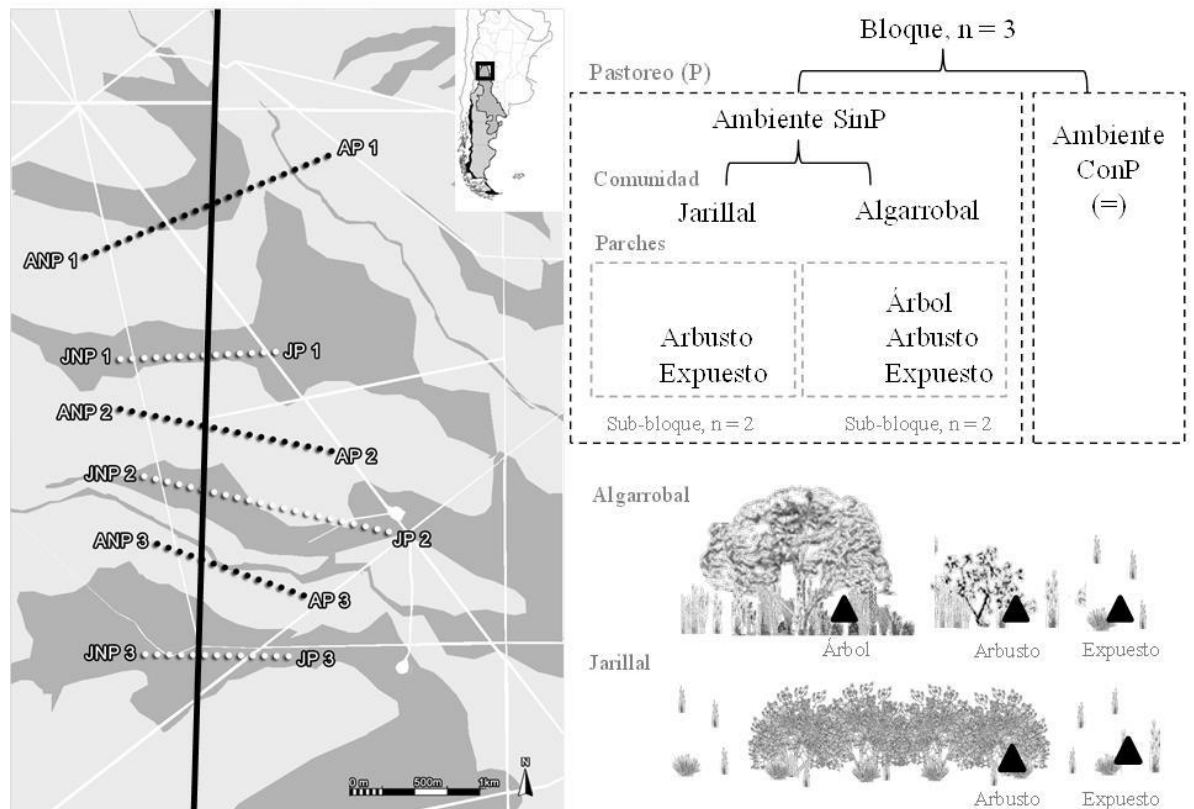


Figura 3.2. Diseño experimental del estudio en el Monte central, Reserva de Ñacuñán, Mendoza. En el plano, la línea negra vertical marca la división entre la reserva libre de pastoreo (al oeste) y el establecimiento ganadero con pastoreo bovino (al este). Las líneas blancas marcan los caminos y las aguadas. Las siglas indican la posición real de los sitios pastoreados (P) y los no pastoreados (NP). Las comunidades vegetales se encuentran marcadas en distinto color: gris claro el Algarrobal (A) y gris oscuro el Jarillal (J). Mapa adaptado de imagen Google Earth. En el diagrama (arriba derecha) se esquematiza el diseño en bloques anidado, el detalle indicado para los sitios sin pastoreo es el mismo en el caso de sitios con pastoreo (=). En el dibujo (abajo derecha) se indican los tipos de parche (▲) donde los que se instalaron las bolsitas de descomposición. En el algarrobal (arriba) se definieron tres parches: bajo *Prosopis flexuosa*, bajo *Larrea divaricata* y expuestos; en el jarillal (abajo), se definieron parches bajo *Larrea cuneifolia* y expuestos. Se instalaron 2 sub-bloques de cada conjunto de parches por bloque, condición de pastoreo y comunidad.

3.2.4. Mediciones ambientales

Para caracterizar el ambiente de cada parche ($n = 60$), para 3 sub-muestras del suelo tomadas con cilindros de acero con 2,4 cm de diámetro y 10 cm de altura, se determinó la humedad gravimétrica del suelo (4 fechas), la densidad aparente (3 fechas) y los contenidos de C y N total (sólo septiembre 2011). El stock de C en el suelo se estimó calculando la masa del suelo con la densidad aparente promedio de dos fechas. Los datos de densidad aparente de una fecha no fueron utilizados en la estimación porque presentó valores muy diferentes al resto, posiblemente asociado al efecto de un evento importante de lluvia previo a la obtención de las muestras. Los datos de N disponible en el suelo fueron descartados por inconvenientes con las determinaciones en laboratorio. Se determinó la temperatura del suelo a 5 cm de profundidad con un termómetro digital mediante 3 mediciones por parche (4 fechas, $N = 60$). La radiación

incidente en los parches se determinó con un radiómetro (Quantum light meter, Spectrum #3515, $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{seg}$) mediante 6 mediciones tomadas a la altura del suelo, las que se relativizaron a la radiación máxima incidente en el área expuesta registrada en 3 mediciones x 3 lecturas realizadas durante el día (3 fechas). La actividad biológica del suelo se evaluó mediante la emisión de CO_2 con un analizador de gases infrarrojo Li-Cor mediante 3 lecturas por parche (Mayo de 2013, $N = 60$).

Para describir el gradiente del ambiente aéreo entre parches se instalaron sensores de humedad y temperatura (marca Hobo, serie U10) a 1 m de altura en los 3 tipos de parches del algarrobal (2 réplicas) del área sin pastoreo. Se relevaron datos cada 1 hora durante 183 días corridos entre 30/10/2012 y 30/04/2013. Los parches bajo árboles presentaron menores temperaturas que los expuestos, y los parches bajo arbustos representaron la condición intermedia (ver Apéndice 2. Figura A2.1 a). Dicha diferencia fue más importante en horas de la tarde (12-16 hs, Figura A2.1 b). No se observaron variaciones entre parches en la humedad relativa promedio del aire (Figura A2.1 c), aunque parches expuestos y bajo árboles manifestaron diferencias en horarios del mediodía (Figura A2.1 d).

3.2.5. Experimentos de descomposición

La vegetación de cada comunidad se clasificó en componentes estático y dinámico (ver Capítulo 1). La broza del componente dinámico comprendió material senescente en pie de 4 a 6 especies de pastos dominantes (Tabla 3.1). Las proporciones de cada especie en las mezclas de broza se determinaron a partir de la combinación de antecedentes bibliográficos locales (Guevara *et al.* 1996; Gonnet 1998) y datos propios de censos de vegetación en pie y mantillo (detallados en la sección 3.2.3). Dicha combinación de datos propios y antecedentes se debió a que no se disponían de datos de abundancia relativa a nivel de especie de la bibliografía. Por otro lado, los resultados de los censos no mostraron diferencias sustanciales en la abundancia y composición de especies dinámicas, aunque sí había alguna evidencia previa que mostraba cambios en el componente dinámico de la vegetación asociados al pastoreo (uno de los supuestos centrales de esta tesis). Por lo tanto, se utilizó la información de los censos propios, pero representando las tendencias en la vegetación informadas en trabajos anteriores (Tabla 3.1). Las hierbas dicotiledóneas no fueron consideradas en el experimento debido a su comportamiento efímero y, por ende, alta variabilidad espacial e interanual (Sassi *et al.* 2009).

La broza del componente estático estuvo representada por el mantillo producido por los árboles y arbustos dominantes en cada comunidad (*P. flexuosa* + *L. divaricata* en algarrobal y *L. cuneifolia* en jarillal; Guevara *et al.* 1996; Gonnet 1998). El material se recolectó del suelo en los censos de broza (sección 3.2.3). Se mezcló el componente estático recolectado en áreas con y sin pastoreo en una relación 50:50. A su vez dicho componente se separó en tres compartimentos: “grueso”, conformado por ramas, frutos y cortezas, “intermedio” y “fino”, los que incluyeron una mezcla de hojas, foliólulos, peciós y ramas con variado grado de fragmentación, siendo estos dos materiales separados por su calibre mediante un tamiz de 2 mm. En este trabajo, el sustrato estático estuvo representado por el compartimento “intermedio” del mantillo, constituido por una mezcla homogénea de foliólulos y peciós de *P. flexuosa* y hojas de *L. divaricata*, o bien hojas de *L. cuneifolia* (según la comunidad). Ambas mezclas también contenían hojas de otros arbustos en muy baja proporción (Gonnet 1998; Asner *et al.* 2003) y pequeños fragmentos de ramas (~3 mm). Se decidió utilizar este material para el

componente estático ya que fue el que aseguró menores pérdidas de masa cuando se armaron las bolsitas de broza para incubar (ver más abajo) y por estructura fue el más comparable con el utilizado para el componente dinámico. Dicho criterio puede inducir a valores de descomposición y dinámica de N que no reflejan lo que ocurre en condiciones naturales.

El estudio de la descomposición estuvo representado por tres experimentos, cuyos fundamentos e hipótesis fueron detallados en el Capítulo 1:

Experimento 1. Efectos del pastoreo mediados por la calidad de broza: En un ambiente (jardín) común (*ex situ*) se colocaron a descomponer cuatro tipos de sustratos representados por el componente dinámico obtenidos de los ambientes con y sin pastoreo de las comunidades de algarrobal y jarillal, y los dos componentes estáticos originados en las mismas comunidades.

Experimento 2. Efectos del pastoreo mediados por las condiciones del ambiente: Los componentes estáticos locales de cada comunidad y *Festuca arundinacea* se colocaron a descomponer en ambientes con y sin influencia histórica del pastoreo.

Experimento 3. Efectos del pasoreo mediados por la calidad de broza y las condiciones del ambiente: Se realizó un experimento de trasplantes recíprocos colocando la broza de los componentes dinámicos (con y sin pastoreo) a descomponer tanto en ambientes excluidos como sometidos al pastoreo histórico, en cada una de las dos comunidades estudiadas. No se cruzaron los sustratos entre comunidades ni se consideraron variaciones en la composición entre parches dentro de cada condición.

Las bolsas de descomposición (15 x 20 cm) se elaboraron con malla de fibra de vidrio con 2 mm de poro; en la parte inferior se colocó tela de voile (0,5 mm) para impedir la pérdida de material fino. Todas las bolsas contenían inicialmente 3 g de broza secada al aire. El experimento 1 (jardín común) se realizó en el área experimental de IFEVA-FAUBA/CONICET en la ciudad de Buenos Aires. Los 6 sustratos se replicaron en 5 bloques aleatorizados que incluyeron 3 sub-réplicas (bolsitas) de cada sustrato para contar con 3 fechas de extracción y estimar la tasa de pérdida de masa de la broza a los 2, 6 y 12 meses de incubación. En el Capítulo 2 se presenta la descripción detallada de dicho experimento.

Los experimentos 2 y 3 se realizaron en la reserva de Ñacuñán y alrededores, bajo el diseño descripto en la sección 3.2.2 (Figura 3.2). Ambos experimentos se instalaron en septiembre de 2011. Se incluyeron 3 sub-réplicas (bolsas) de cada sustrato por parche (N = 60) para ser recolectadas a los 8, 12 y 20 meses de incubación y así caracterizar la dinámica de descomposición (Harmon *et al.* 1999). Dado el pequeño tamaño de las hojas de los árboles y arbustos, se agregaron 3 bolsas con broza artificial (precintos de plástico) en uno de los dos sub-bloques de cada condición (N = 30 parches), para determinar el grado de contaminación del sustrato con material externo (Harmon *et al.* 1999). El ingreso de hojarasca en dichas bolsas varió sustancialmente entre parches, representando 7-59 % del peso inicial, pero fue similar entre fechas y sitios con y sin pastoreo (datos no mostrados). En las bolsas con los sustratos estáticos no era posible diferenciar entre el material original y el externo. En dichos sustratos se restó el peso promedio del material orgánico externo estimado por fecha, parche, comunidad y bloque (promediando entre sitios con y sin pastoreo). Sin embargo es posible que este ingreso de broza fresca haya afectado la dinámica de nutrientes en la broza de dicho componente, aunque es esperable que dicho impacto sea equivalente entre condiciones de pastoreo ya que el ingreso de material extraño fue similar en términos de biomasa. En cada parche (60 en total) se colocaron 12 a 15 bolsas, que se fijaron al suelo con estacas de alambre. El grupo de bolsas en cada parche se recubrió con una malla de

alambre hexagonal, sujeto al suelo con estacas de hierro, para proteger las bolsas del posible daño por animales (vacas, zorros, roedores).

Para caracterizar la calidad química de los sustratos iniciales, se utilizaron 5 réplicas de cada mezcla de broza (7 sustratos), las cuales se instalaron en el campo junto con el resto del experimento, pero fueron retiradas el mismo día a los fines de estimar pérdidas de material por transporte y manipuleo (“traveller bags”, sensu Harmon *et al.* 1999). En dichas muestras se determinó el contenido de humedad inicial (secado por 48 hs a 60 °C), y luego de la molienda y homogenización de las mismas, el contenido de cenizas por calcinación (Robertson *et al.* 1999), C total (combustión seca con analizador LECO-CR12) y N total (por método Kjeldahl semi-micro). En cada fecha de recolección, el material de las bolsitas se limpió cuidadosamente con la ayuda de tamices y pinceles, y luego se secó durante 48 hs a 60 °C para determinar el peso seco remanente, corregido posteriormente por el contenido de cenizas. Además, en la última fecha de recolección se determinó el contenido de N total en la broza remanente.

Tabla 3.1. Composición de las mezclas de broza de los componentes dinámicos de las comunidades de algarrobal y jarillal elaborados para los experimentos de descomposición. Los números representan la masa relativa de cada especie en cada comunidad y condición de pastoreo (P).

Especies	Algarrobal		Jarillal	
	Sin P	P	Sin P	P
<i>Stipa spp.</i>	0,37	0,63	0,40	0,70
<i>Trichloris crinita</i>	0,45	0,10	0,30	0,15
<i>Pappophorum spp.</i>	0,05	0,02	0,26	0,15
<i>Aristida mendocina</i>	0,05	0,20	0,00	0,00
<i>Digitaria californica</i>	0,03	0,03	0,02	0,00
<i>Setaria leucophila</i>	0,05	0,02	0,02	0,00
Índices de diversidad				
Riqueza (S)	6	6	5	3
Diversidad efectiva (exp H')	3,60	3,02	3,44	2,27
Equitatividad (exp H'/S)	0,60	0,50	0,69	0,76
Dominancia (Simpson)	0,35	0,45	0,32	0,54

3.2.6. Análisis de datos

Los datos se analizaron con modelos lineales de efectos mixtos (lme) usando el programa R (versión 2.13.0, paquete nlme, función lme; Pinheiro 2011; R Development Core Team 2011). Los modelos de ordenada al origen aleatoria incluyeron como efectos aleatorios el anidamiento de los bloques (1/Bloque/Sitio, Pinheiro y Bates 2000). En los censos de vegetación (diseño balanceado) se analizaron en forma conjunta los efectos fijos de la comunidad, el pastoreo y el tipo de parche. Para el resto de las variables (diseño desbalanceado, Figura 3.2) se realizaron dos modelos por separado. Por un lado se evaluaron como efectos fijos la comunidad (jarillal y algarrobal) y la condición de pastoreo, habiendo previamente promediado los valores a escala de parches. Por otro lado, para cada comunidad se evaluaron por separado los efectos fijos de la condición de pastoreo y el tipo de parche (bajo árboles, arbustos o áreas expuestas sin arbustos según corresponda).

Los efectos fijos se evaluaron con una prueba F con grados de libertad considerando el anidamiento [$\text{denDF}_i = G_i - (G_i - 1 + \text{DF}_i)$, donde i es el nivel en el cual el término es estimado, G_i es el número total de grupos en el nivel i y DF es la suma de grados de libertad correspondiente a los términos estimados en el nivel i] (Pinheiro y Bates 2000). En las variables donde se observó heterogeneidad de varianza, se aplicó una estructura de varianza constante utilizando la función ‘varIdent’ (Pinheiro y Bates 2000). En las variables con varias fechas de determinación se realizó un análisis para cada fecha (datos no mostrados) y un análisis global incluyendo la fecha como efecto anidado dentro de las unidades de muestreo (1/Bloque/Sitio/Fecha; Pinheiro y Bates 2000).

Las tasas de descomposición se calcularon a partir de la pendiente (k , año^{-1}) de la caída exponencial de la proporción de materia orgánica remanente (x_f/x_0) a través del tiempo (t , años), calculada para cada tipo de sustrato por parche ($N = 60$) con la función $\ln(x_f/x_0) = k t$ (Olson, 1963), donde x_f es la masa (g) remanente en la fecha de extracción ‘ f ’ y x_0 es la masa inicial corregida por contenido de humedad. El nitrógeno liberado (N_{lib}) de la broza incubada fue estimado a partir de la cantidad de N medida al final del experimento en la broza remanente, relativa a la cantidad inicial de N (N_0) en la broza $\{N_{\text{lib}} (\%) = 100 - [100 * (N_f * x_f) / (N_0 * x_0)]\}$, donde N y x representan la concentración de N (%) y el peso seco de la broza al final (f) y al inicio (0) del experimento (Parton *et al.* 2007). Todos los valores de peso seco y N fueron corregidos por contenido de cenizas (Harmon *et al.* 1999).

3.2.7. Estimación de la descomposición ponderada al conjunto de hojarasca

Para aproximar los resultados de las bolsitas de los componentes estáticos y dinámicos en los diferentes parches evaluados a la escala de la comunidad completa de hojarasca (Turner *et al.* 1989; Poca *et al.* 2015), se combinó la información de los experimentos de descomposición con la de los censos de vegetación siguiendo el razonamiento presentado en el Capítulo 2. En primer término (Ponderación Nivel 1), para cada parche dentro de las comunidades del algarrobal y jarillal, se multiplicaron las tasas de descomposición (k) y el N liberado (%) de la broza de los componentes estáticos y dinámicos obtenidos para cada parche, sitio, bloque, y condición de pastoreo por la proporción de cada componente en los distintos parches, estimada a partir de los censos de cobertura de vegetación (promedio por bloque, comunidad y condición de pastoreo). Como resultado se obtuvieron las variables denominadas tasas de descomposición y la liberación de N ponderados (kP y $N_{\text{lib}}P$ respectivamente). En segundo término (Ponderación Nivel 2), dichas variables se multiplicaron por la cobertura relativa de cada tipo de parche en las dos comunidades (por bloque y condición de pastoreo) y luego se sumaron para cada sub-bloque (unidad que contenía un parche de cada tipo). Los datos obtenidos (Ponderación Nivel 1 y 2) se analizaron con modelos mixtos siguiendo la descripción anterior.

A diferencia del Capítulo 2, en este estudio se consideró la variación ambiental entre comunidades y parches en el proceso de descomposición. A continuación se explicitan los principales supuestos en los que se basó el método de extrapolación de este estudio. En primer lugar, a partir de antecedentes y resultados propios, se asumió que la composición y abundancia del componente estático de la comunidad no son modificadas por el pastoreo. A su vez se consideró una relación aditiva entre los componentes dinámicos y estáticos, desestimando la posibilidad de interacciones (efectos sinérgicos o antagónicos) entre ambos tipos de broza durante la descomposición (Gessner *et al.* 2010). Tampoco se consideraron las variaciones en la

composición de la broza entre los distintos parches. Adicionalmente, es posible que los patrones observados en las tasas de descomposición y liberación de N se encuentren condicionados al tipo de material que se seleccionó para confeccionar las muestras de descomposición. A pesar de estas limitaciones, la estimación de la tasa de descomposición ponderada considerando dos componentes de la vegetación que presentan diferentes efectos del pastoreo permite realizar una mejor aproximación al impacto global del pastoreo sobre el funcionamiento del ecosistema (Turner *et al.* 1989).

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Efectos del pastoreo sobre la vegetación

A escala de las comunidades de algarrobal y jarillal, no se observaron cambios asociados a la condición de pastoreo en la abundancia de las distintas formas de vida, aunque la cobertura de árboles tendió a ser mayor en sitios con pastoreo del algarrobal (Apéndice 2. Tabla A2.1). El pastoreo no afectó significativamente la biomasa de mantillo de los componentes dinámico y estático (Tabla A2.1). En ninguna de las dos comunidades se observaron cambios asociados a la condición de pastoreo en la frecuencia de parches de alta (“Árbol” y “Arbusto”) y baja cobertura (“Expuesto”, Tabla A2.1).

Los efectos del pastoreo sobre la cobertura vegetal y la proporción de suelo desnudo dependieron del tipo de parche considerado en cada comunidad (Apéndice 2. Tabla A2.2). Los parches de mayor cobertura (“Árbol” y “Arbusto”) presentaron mayor proporción de suelo desnudo bajo pastoreo. Los parches “Expuestos” presentaron en el algarrobal mayor cobertura de suelo desnudo que en áreas sin pastoreo mientras que en el jarillal se observó lo inverso. La cobertura vegetal total de los parches bajo arbustos y en los parches expuestos del algarrobal fue menor bajo pastoreo, mientras que en los parches expuestos del jarillal y bajo árboles del algarrobal se observa la tendencia inversa. A su vez se observó a nivel general menor cobertura de broza (promedio 19 ± 4 % menor) y en promedio un 77 ± 8 % menor cobertura de costras biológicas en áreas bajo pastoreo doméstico respecto de las áreas no pastoreadas (Tabla A2.2). El pastoreo incrementó en promedio un 23 % la diversidad efectiva de especies (e^H), pero no se observaron diferencias en el número total de especies, ni en la equitatividad (Tabla A2.2).

3.3.2. Experimento 1: Efectos del pastoreo mediados por la calidad de broza

Los efectos del pastoreo sobre la calidad de la broza de los componentes dinámicos de la vegetación difirieron entre comunidades. En el jarillal el componente dinámico pastoreado presentó un 2 % y 28 % mayor concentración de C y N total y un 21 % menor relación C:N respecto al componente dinámico sin pastoreo (Tabla 3.2). En el algarrobal el pastoreo no generó cambios en el contenido de C, N o C:N del componente dinámico (Tabla 3.2). Las comunidades difirieron en la calidad de sus componentes estáticos y dinámicos. La broza del componente estático del algarrobal presentó una mayor concentración de C total y relación C:N que la del jarillal. Las diferencias en la calidad del componente dinámico entre comunidades dependieron de la condición de pastoreo (Tabla 3.2). La broza del componente dinámico sin pastoreo del

algarrobal tuvo un 29 % más N total que la del jarillal (comparaciones múltiples de medias, Tukey, $z = -5,66$; $p < 0,001$), mientras que los componentes dinámicos generados en condiciones de pastoreo no difirieron en calidad ($z = -1,61$; $p = 0,38$).

La tasas de descomposición de los sustratos de broza de los componentes dinámicos y estáticos en el experimento de jardín común dependieron de la identidad de la comunidad donde se originaron (Figura 3.3; Comunidad: $F_{1,20} = 7,91$; $p = 0,011$; Sustrato: $F_{2,20} = 2,85$; $p = 0,08$; Com x Sustr.: $F_{2,20} = 0,85$; $p = 0,4419$). La broza del componente estático originado en el algarrobal se descompuso en promedio un 20 % más rápido que el originado en los parches de jarillal, pero la diferencia no fue significativa ($z = -2,013$; $p = 0,34$). El pastoreo no tuvo un efecto significativo en la tasa de descomposición del componente dinámico de estas comunidades (Pastoreo: $F_{1,12} = 2,18$; $p = 0,16$; Comunidad: $F_{1,12} = 3,57$; $p = 0,08$; Pastoreo x Comunidad: $F_{1,12} = 1,29$; $p = 0,28$). La tasa de descomposición de la broza del componente dinámico originado sin pastoreo fue muy similar entre comunidades. La descomposición del componente dinámico del jarillal producido en las áreas con pastoreo fue un 24% más lenta que la del sustrato de las áreas sin pastoreo, pero la diferencia no fue significativa (Tukey, $z = -1,85$; $p = 0,25$).

Tabla 3.2. Efectos del pastoreo y de la comunidad de origen sobre la composición química de la broza de los componentes de la vegetación en las dos comunidades estudiadas (media \pm E.E.).

Comunidad	Pastoreo		Anova		
	Sin Pastoreo	Con Pastoreo	Pastoreo	Comunidad	Past. x Com.
Calidad de broza del componente estático					
% C total					
Algarrobal	41,78 \pm 0,62		n/a	$F_{1,4} = 32,63$	n/a
Jarillal	33,90 \pm 1,23			p = 0,005	
% N total					
Algarrobal	1,73 \pm 0,05		n/a	$F_{1,4} = 4,83$	n/a
Jarillal	1,60 \pm 0,03			p = 0,09	
Relación C:N					
Algarrobal	24,27 \pm 0,80		n/a	$F_{1,4} = 7,77$	n/a
Jarillal	21,14 \pm 0,79			p = 0,0495	
Calidad de broza del componente dinámico					
% C total					
Algarrobal	42,6 \pm 0,23	44,0 \pm 0,11	$F_{1,12} = 8,31$	$F_{1,12} = 4,92$	$F_{1,12} = 0,72$
Jarillal	42,3 \pm 0,30	43,3 \pm 0,2	p = 0,0002	p = 0,047	p = 0,412
% N total					
Algarrobal	0,90 \pm 0,04	0,89 \pm 0,01	$F_{1,12} = 7,45$	$F_{1,12} = 26,42$	$F_{1,12} = 8,23$
Jarillal	0,64 \pm 0,04	0,82 \pm 0,03	p = 0,018	p = 0,0002	p = 0,014
Relación C:N					
Algarrobal	47,8 \pm 2,07	49,3 \pm 0,95	$F_{1,12} = 6,41$	$F_{1,12} = 11,78$	$F_{1,12} = 9,94$
Jarillal	66,7 \pm 3,90	53,0 \pm 1,72	p = 0,026	p = 0,005	p = 0,008

Nota: Los datos de calidad de los sustratos correspondiente a los componentes estáticos corresponden a las mezcla de la broza colectada en áreas con y sin pastoreo. n/a: no analizado.

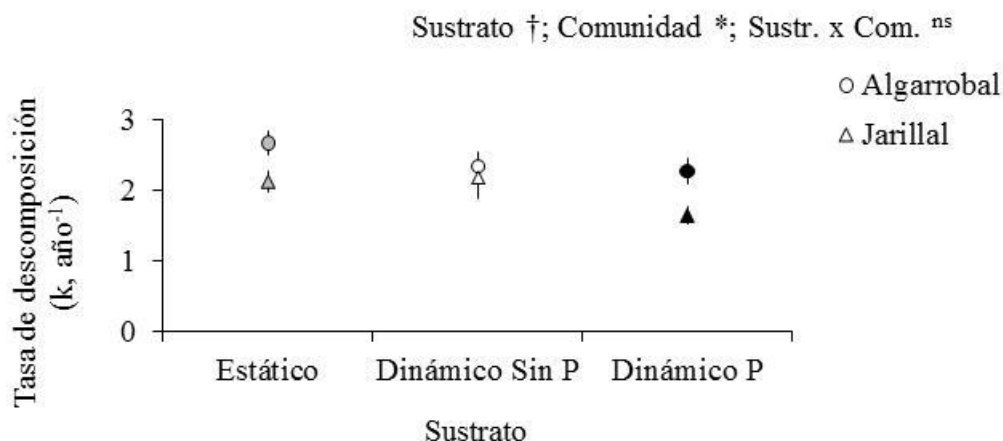


Figura 3.3. Tasa de descomposición de sustratos elaborados con la broza de componentes de la vegetación del Monte central en un jardín común. Los símbolos muestran la media y la barra el error estándar de los componentes estáticos (gris), dinámicos originados en áreas sin (Sin P, blanco) o con influencia histórica del pastoreo (Con P, negro), provenientes de la comunidad del algarrobal (círculos) y del jarillal (triángulos). En el margen superior se resume los resultados del modelo mixto para los efectos del tipo de sustrato, comunidad y su interacción. Los símbolos representan el nivel de significancia: * $p < 0,05$; † $p < 0,1$; ns $p > 0,1$.

3.3.3. Efectos del pastoreo sobre el ambiente

En las todas las áreas bajo pastoreo se observó la presencia de estiércol de bovinos, con un promedio de cobertura promedio de $1,86 \pm 0,11$ % y frecuencia relativa promedio de $34,3 \pm 3$ %. En las áreas sin pastoreo no se detectó ningún signo de presencia de bovinos. Los suelos bajo influencia del pastoreo doméstico presentaron en promedio un 44 ± 22 % más humedad gravimétrica que los suelos de áreas sin pastoreo (Tabla 3.3). La tendencia fue consistente en las cuatro fechas analizadas, aunque el efecto fue significativo en dos fechas (septiembre 2011 y mayo 2013) y marginal en una (mayo 2012). No se observaron cambios asociados a la historia de pastoreo en la temperatura, densidad aparente y tasa de respiración del suelo, ni en la radiación incidente sobre el mismo (Tabla 3.3). Los suelos bajo pastoreo histórico presentaron una tendencia ($p < 0,1$) a una mayor concentración y stock de C total del suelo que los sitios sin pastoreo (Tabla 3.3).

En todas las variables de suelo analizadas se observaron diferencias significativas entre comunidades y/o parches dentro de las comunidades (Tabla 3.3). En general, al incrementarse la cobertura del parche (Árbol > Arbusto > Expuesto), se observó una menor radiación incidente, temperatura, humedad y densidad aparente del suelo, y una mayor respiración, concentración de C total y stock de C en el suelo. La comunidad de algarrobal presentó menor humedad, radiación incidente, concentración y stock de C en el suelo, y mayor densidad aparente en el suelo que la comunidad de jarillal. Las comunidades no difirieron en la temperatura y la tasa de respiración del suelo.

Tabla 3.3. Efectos del pastoreo (media \pm E.E.) sobre las condiciones del ambiente en diferentes comunidades (C) y parches (Pch) de la vegetación del Monte.

Comu- nidad	Pastoreo (P)	Parche			Anova 1	Anova 2	Anova 3
		Árbol	Arbusto	Expuesto	Parches en Algarrobal	Parches en jarillal	Comunidades
Humedad gravimétrica del suelo (% 0-10 cm, 4 fechas)							
Algarrobal	Sin P	0,05±0,003	4,0 ± 0,3	4,0 ± 0,04	P: F _{1,2} = 1,69; p = 0,32	P: F _{1,2} = 1,7; p = 0,32	P: F _{1,6} = 8,0; p = 0,03
	Con P	0,07 ± 0,01	6,0 ± 1,0	5,0 ± 1,0	Pch:F _{2,116} = 11,1; p < 0,0001	Pch: F _{1,70} = 1,1; p = 0,30	C: F _{1,6} = 46,5; p = 0,0005
Jarillal	Sin P		8,0 ± 1,0	7,0 ± 1,0	PxPch:F _{2,116} =0,3; p = 0,71	PxPch: F _{1,70} = 0,1; p = 0,78	PxC: F _{1,6} = 5,1; p = 0,065
	Con P		10,0 ± 1,0	10,0 ± 1,0			
Densidad aparente del suelo (g/cm ³ , 0-10 cm, 2 fechas)							
Algarrobal	Sin P	1,23 ± 0,03	1,36 ± 0,01	1,52 ± 0,05	P: F _{1,2} = 0,13; p = 0,75	P: F _{1,2} = 0,21; p = 0,69	P: F _{1,6} =0,001; p = 0,98
	Con P	1,29 ± 0,07	1,32 ± 0,05	1,55 ± 0,05	Pch: F _{2,56} = 68,3; p < 0,0001	Pch:F _{1,34} =17,2; p = 0,0002	C: F _{1,6} = 37,7; p = 0,0009
Jarillal	Sin P		1,16 ± 0,04	1,22 ± 0,02	PxPch: F _{2,56} = 2,6; p = 0,081	PxPch:F _{1,34} =0,6; p = 0,45	PxC: F _{1,6} = 0,3; p = 0,63
	Con P		1,13 ± 0,03	1,22 ± 0,02			
Temperatura del suelo (°C, ~ 5 cm, 3 fechas)							
Algarrobal	Sin P	21,6 ± 0,78	25,7 ± 1,94	31,1 ± 2,79	P: F _{1,2} = 0,22; p = 0,69	P: F _{1,2} = 0,53; p = 0,54	P: F _{1,6} = 1,96; p = 0,21
	Con P	19,5 ± 0,83	23,9 ± 1,86	27,5 ± 2,65	Pch: F _{2,86} = 29,95; p < 0,0001	Pch:F _{1,52} =14,6; p = 0,0004	C: F _{1,6} = 0,53; p = 0,49
Jarillal	Sin P		22,4 ± 1,25	25,3 ± 2,08	PxPch: F _{2,86} = 1,24; p = 0,30	PxPch:F _{1,52} =0,00; p = 0,96	PxC: F _{1,6} = 2,3; p = 0,18
	Con P		23,7 ± 1,32	27,1 ± 1,27			
% C total en el suelo (0-10 cm)							
Algarrobal	Sin P	0,73 ± 0,05	0,38 ± 0,03	0,29 ± 0,01	P: F _{1,2} = 0,4; p = 0,59	P: F _{1,2} = 5,5; p = 0,14	P: F _{1,6} = 5,4; p = 0,06
	Con P	0,71 ± 0,1	0,36 ± 0,08	0,35 ± 0,04	Pch: F _{2,26} = 17,1; p < 0,0001	Pch: F _{1,16} = 1,4; p = 0,25	C: F _{1,6} = 191,9; p < 0,0001
Jarillal	Sin P		0,61 ± 0,04	0,56 ± 0,05	PxPch: F _{2,26} = 0,8; p = 0,47	PxPch:F _{1,16} =0,05; p = 0,83	PxC: F _{1,6} = 4,6; p = 0,076
	Con P		0,79 ± 0,03	0,71 ± 0,12			
Stock de C en el suelo (tn/ha, 0-10 cm)							
Algarrobal	Sin P	8,94 ± 0,54	5,16 ± 0,33	4,36 ± 0,25	P: F _{1,2} = 0,24; p = 0,68	P: F _{1,2} = 8,9; p = 0,096	P: F _{1,6} = 5,8; p = 0,052
	Con P	9,25 ± 1,74	4,71 ± 0,98	5,36 ± 0,51	Pch: F _{2,26} = 10,3; p = 0,0005	Pch: F _{1,16} = 0,12; p = 0,7344	C: F _{1,6} = 150,1; p < 0,0001
Jarillal	Sin P		7,02 ± 0,23	6,80 ± 0,55	PxPch: F _{2,26} = 1,8; p = 0,19	PxPch: F _{1,16} =0,0; p = 1,0	PxC: F _{1,6} = 3,2; p = 0,13
	Con P		8,89 ± 0,22	8,67 ± 1,38			
Tasa de respiración del suelo (g CO ₂ /m ² /h)							
Algarrobal	Sin P	0,36 ± 0,04	0,37 ± 0,01	0,24 ± 0,03	P: F _{1,2} = 0,69; p = 0,49	P: F _{1,2} = 0,97; p = 0,43	P: F _{1,6} = 0,001; p = 0,97
	Con P	0,41 ± 0,05	0,42 ± 0,13	0,23 ± 0,04	Pch: F _{2,26} = 9,72; p = 0,0007	Pch: F _{1,16} = 25,2; p = 0,0001	C: F _{1,6} = 0,001; p = 0,97
Jarillal	Sin P		0,42 ± 0,08	0,29 ± 0,08	PxPch: F _{2,26} = 0,25; p = 0,78	PxPch: F _{1,16} =1,6; p = 0,22	PxC:F _{1,6} =0,48; p = 0,51
	Con P		0,43 ± 0,08	0,21 ± 0,05			

Tabla 3.3. Continuación.

Comu- nidad	Pastoreo (P)	Parche			Anova 1	Anova 2	Anova 3
		Árbol	Arbusto	Expuesto	Parches en Algarrobal	Parches en jarillal	Comunidades
Radiación incidente sobre el suelo relativa al máximo en el área expuesta (3 fechas)							
Algarrobal	Sin P	0,17 ± 0,05	0,30 ± 0,04	0,76 ± 0,02	P: F _{1,2} = 3,8; p = 0,19	P: F _{1,2} = 1,2; p = 0,39	P: F _{1,6} = 2,0; p = 0,21
	Con P	0,23 ± 0,03	0,46 ± 0,01	0,75 ± 0,07	Pch:F _{2,86} = 111,2; p < 0,0001	Pch:F _{1,52} =115,1 p < 0,0001	C: F _{1,6} = 23,2; p = 0,0029
Jarillal	Sin P		0,42 ± 0,06	0,75 ± 0,03	PxPch: F _{2,86} = 2,2; p = 0,12	PxPch:F _{1,52} =2,2 p = 0,14	PxC: F _{1,6} = 0,6; p = 0,47
	Con P		0,48 ± 0,02	0,72 ± 0,09			

Nota: Los resultados se analizaron mediante tres modelos, a escala de parches para cada una de las comunidades (Anova 1 y 2) y a escala de comunidad (parches promediados, Anova 3). Para cada análisis se informa los resultados para el efecto del pastoreo (P), la comunidad (C) o parche (Pch) según corresponda, y la interacción entre los dos factores.

3.3.4. Experimento 2: Efectos del pastoreo mediados por las condiciones del ambiente

Los efectos del pastoreo a través de los cambios en las condiciones ambientales fueron nulos a bajos sobre la dinámica de descomposición y liberación de N, y variaron según el tipo de sustrato y unidad de vegetación considerados (Figura 3.4, Tabla 3.4). Para los sustratos de los componentes estáticos locales no se observaron diferencias en la descomposición asociadas a la condición de pastoreo, tanto a nivel de parches (Figura 3.4 a.1; Tabla 3.4) como a nivel de comunidades (Figura 3.4 a.2; Tabla 3.4). Respecto a las tasas de descomposición de *Festuca arundinacea*, no se observaron efectos del pastoreo en parches del algarrobal y a nivel de comunidades (Figura 3.4 b.1-2; Tabla 3.4). No obstante, dentro del jarillal en parches sin vegetación leñosa (“expuestos”) la tasa de descomposición de *Festuca* en ambientes con pastoreo tendió ($p = 0,051$) a ser en promedio un 49 % menor que en ambientes sin pastoreo (Figura 3.4 b.1; Tabla 3.4).

No se observaron efectos significativos del pastoreo en la liberación de N de la broza (%) de los componentes estáticos tanto a nivel de parches (Figura 3.4 c.1; Tabla 3.4) como de comunidades (Figura 3.4 c.2; Tabla 3.4). La liberación de N de festuca tendió a ser menor en ambientes pastoreados (Figura 3.4 d.1-2; Tabla 3.4), especialmente en el algarrobal donde la liberación de N bajo pastoreo fue un 211 % mayor que en ambientes sin pastoreo (Figura 3.4 d.1.; Tabla 3.4). En el jarillal los efectos del pastoreo fueron pequeños y variables entre parches (Figura 3.4 d.1.; Tabla 3.4).

Las tasas de descomposición y el N liberado de la broza variaron entre comunidades y parches dentro de las mismas. En el algarrobal se observó una variación importante entre parches, la tasa de descomposición fue menor bajo los árboles en un 55 y 164% respecto a áreas expuestas y 78 % y 28 % comparado con parches bajo arbustos, para los componentes estáticos locales y para festuca respectivamente (Figura 3.4 a-b.1; Tabla 3.4). A su vez el N liberado de la broza fue menor bajo los árboles en un 373 % y 143 % que en las áreas expuestas y en un 349 % y 102 % que bajo los arbustos, para los componentes estáticos y festuca respectivamente (Figura 3.4 c-d.1; Tabla 3.4). En el jarillal no se observaron diferencias en la tasa de descomposición de los componentes estáticos entre parches (Figura 3.4 a.1; Tabla 3.4). La tasa de

descomposición de festuca fue alrededor de 2 veces mayor en los parches expuestos que bajo los arbustos (Figura 3.4 b.1; Tabla 3.4). Asimismo el N liberado de la broza ubicada bajo los arbustos fue un 36 % y 126 % menor que en el área expuesta para los el componente estático y festuca respectivamente (Figura 3.4 d.1; Tabla 3.4).

A nivel de comunidad, en el algarrobal se observaron menores tasas de descomposición y menor liberación de N que en el jarillal. Las tasas de descomposición de los componentes estáticos locales fueron un 59 % mayores en el jarillal que en el algarrobal (Figura 3.4 a.2.; Tabla 3.4) y a su vez la liberación de N fue un 37 % mayor en el jarillal que en el algarrobal (Figura 3.4 c.2.; Tabla 3.4). Festuca presentó también diferencias entre comunidades (Figura 3.4 b.2, d.2; Tabla 3.4), pero el patrón dependió del ambiente (Figura 3.4 b.2; Tabla 3.4). La liberación de N de Festuca fue en promedio un 129 % mayor en el jarillal que en el algarrobal (Figura 3.4 d.2; Tabla 3.4).

Tabla 3.4. Parámetros del análisis de varianza del Experimento 2: Sustratos comunes en ambientes con y sin pastoreo.

	1. Parches Algarrobal	2. Parches Jarillal	3. Comunidad
Tasa de descomposición <i>in situ</i> (k, año⁻¹)			
Componentes estáticos locales			
Pastoreo	F _{1,2} = 0,29; p = 0,65	F _{1,2} = 1,03; p = 0,42	F _{1,6} = 0,37; p = 0,57
Unidad de vegetación	F _{2,26} = 15,73; p < 0,0001	F _{1,16} = 0,21; p = 0,66	F _{1,6} = 18,62; p = 0,005
Past. x U. veg.	F _{2,26} = 0,14; p = 0,87	F _{1,16} = 0,45; p = 0,51	F _{1,6} = 1,22; p = 0,31
<i>Festuca arundinacea</i>			
Pastoreo	F _{1,2} = 2,52; p = 0,25	F _{1,2} = 1,94; p = 0,30	F _{1,6} = 3,18; p = 0,13
Unidad de vegetación	F _{2,26} = 10,99; p = 0,0003	F _{1,16} = 16,14; p = 0,001	F _{1,6} = 15,46; p = 0,008
Past. x U. veg.	F _{2,26} = 0,71; p = 0,50	F _{1,16} = 4,45; p = 0,051	F _{1,6} = 3,08; p = 0,13
Liberación de N de la broza en descomposición <i>in situ</i> (%)			
Componentes estáticos locales			
Pastoreo	F _{1,2} = 0,14; p = 0,74	F _{1,2} = 0,15; p = 0,73	F _{1,6} = 0,19; p = 0,68
Unidad vegetación	F _{2,26} = 42,86; p < 0,0001	F _{1,16} = 6,13; p = 0,02	F _{1,6} = 7,68; p = 0,03
Past.x Unid.	F _{2,26} = 0,04; p = 0,96	F _{1,16} = 0,02; p = 0,89	F _{1,6} = 0,02; p = 0,90
<i>Festuca arundinacea</i>			
Pastoreo	F _{1,2} = 16,29; p = 0,056	F _{1,2} = 0,02; p = 0,90	F _{1,6} = 4,86; p = 0,07
Unidad vegetación	F _{2,26} = 45,73; p < 0,0001	F _{1,16} = 44,47; p < 0,0001	F _{1,6} = 7,57; p = 0,03
Past.x Unid.	F _{2,26} = 1,46; p = 0,25	F _{1,16} = 6,36; p = 0,02	F _{1,6} = 3,98; p = 0,09

Nota: Los resultados se analizaron mediante tres modelos, a escala de parches para cada una de las comunidades (Anova 1 y 2) y a escala de comunidad (parches promediados, Anova 3). Para cada análisis se informa los resultados para el efecto del pastoreo, las unidades de vegetación evaluadas, comunidad o parche según corresponda, y la interacción entre los dos factores.

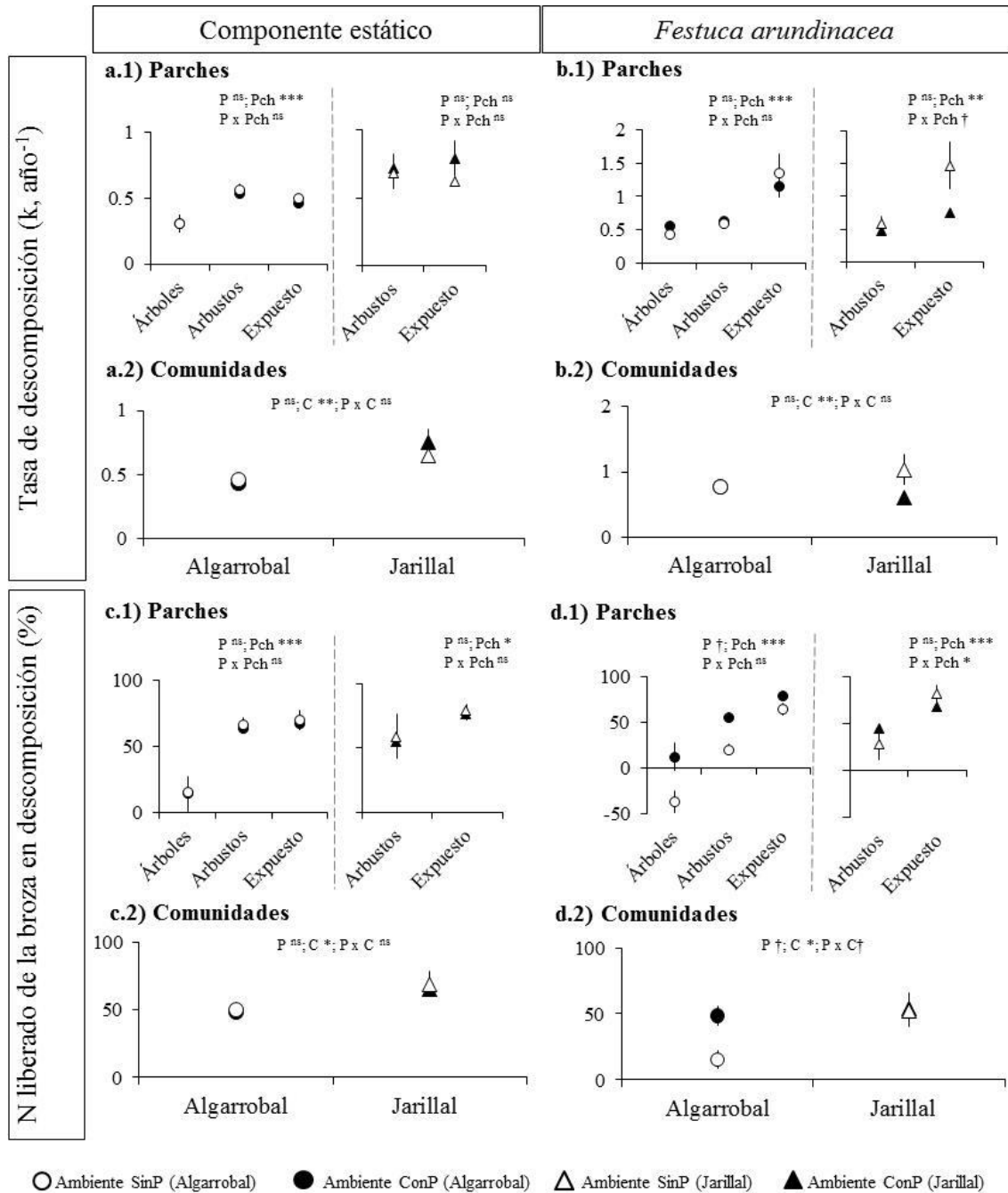


Figura 3.4. Efecto del pastoreo doméstico (SinP: exclusión pastoreo; ConP: con pastoreo) mediados por cambios en las condiciones del ambiente sobre la tasa de descomposición (a y b) y el N liberado de la broza en descomposición (c y d), evaluados mediante sustratos comunes elaborados con los componentes estáticos originados en las comunidades de algarrobal y jarillal (a y c) y *Festuca arundinacea* como exógeno al sistema (b y d). Los efectos del pastoreo se evalúan entre parches (Pch) definidos como bajo árboles, bajo arbustos o áreas expuestas sin vegetación leñosa para el jarillal y algarrobal (a.1, b.1, c.1, d.1) y entre comunidades (C) (a.2, b.2, c.2, d.2). Los círculos muestran los valores medios y E.E. de las comunidades (y parches) de algarrobal y los triángulos los del jarillal. Los símbolos blancos y negros corresponden a valores de sitios sin y con la influencia histórica del pastoreo respectivamente. En la parte superior derecha de cada figura se resumen los resultados del análisis estadístico: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; † $p < 0,1$; ^{ns} $p > 0,1$.

3.3.5. Experimento 3: Efectos del pastoreo mediados por la calidad de broza y condiciones del ambiente

El pastoreo aceleró las tasas de descomposición de los componentes dinámicos de la vegetación mediante cambios en las condiciones del ambiente de incubación, mientras que no se observó un efecto mediado por cambios en la calidad de la broza, ni interacciones con el tipo de comunidad (Figura 3.5 a; Tabla 3.5). La tasa de descomposición de la broza de componentes dinámicos en ambientes con pastoreo fue en promedio un 21% mayor que en ambientes sin pastoreo. Esa diferencia se observó en los tres parches dentro del algarrobal, donde las tasas (k) en sitios con pastoreo fueron un 53%, 13% y 33% mayores que en ambientes sin pastoreo, para los parches bajo árboles, arbustos y expuestos, respectivamente (Figura 3.5 a; Tabla 3.5). En cambio, en el jarillal, las tasas en los parches expuestos fueron 22% mayores en ambientes con pastoreo que en sitios sin pastoreo, mientras que en los parches bajo los arbustos no se observaron diferencias debidas al pastoreo (Figura 3.5 a; Tabla 3.5). No se observaron efectos del pastoreo sobre la liberación de N de la broza al nivel de comunidades (Figura 3.5 b; Tabla 3.5). No obstante al considerar los parches dentro del algarrobal, se observó un efecto del pastoreo mediado por cambios en las condiciones del ambiente, donde el N liberado de la broza fue en promedio un 25%, 15% y 15% mayor en ambientes con pastoreo que sin pastoreo, para los parches bajo árboles, arbustos y expuestos respectivamente (Figura 3.5 b; Tabla 3.5). En el jarillal no se observaron dichos efectos (Figura 3.5 b; Tabla 3.5).

Al igual que con los componentes estáticos, se observaron variaciones de las tasas de descomposición y la liberación de N de los componentes dinámicos entre comunidades y parches. La tasa de descomposición en el jarillal fue un 17% mayor que en el algarrobal, pero no se observaron diferencias en la liberación de N de la broza entre comunidades (Tabla 3.5). En el algarrobal, los parches bajo árboles presentaron en promedio una tasa de descomposición un 29 y 50% menor y una cantidad de N liberado de la broza un 105 y 140% menor (Tabla 3.5) que en parches bajo arbustos y expuestos, respectivamente. En el jarillal los parches bajo arbustos presentaron un 23% menor tasa de descomposición y un 41% menor liberación de N que en los parches expuestos (Tabla 3.5).

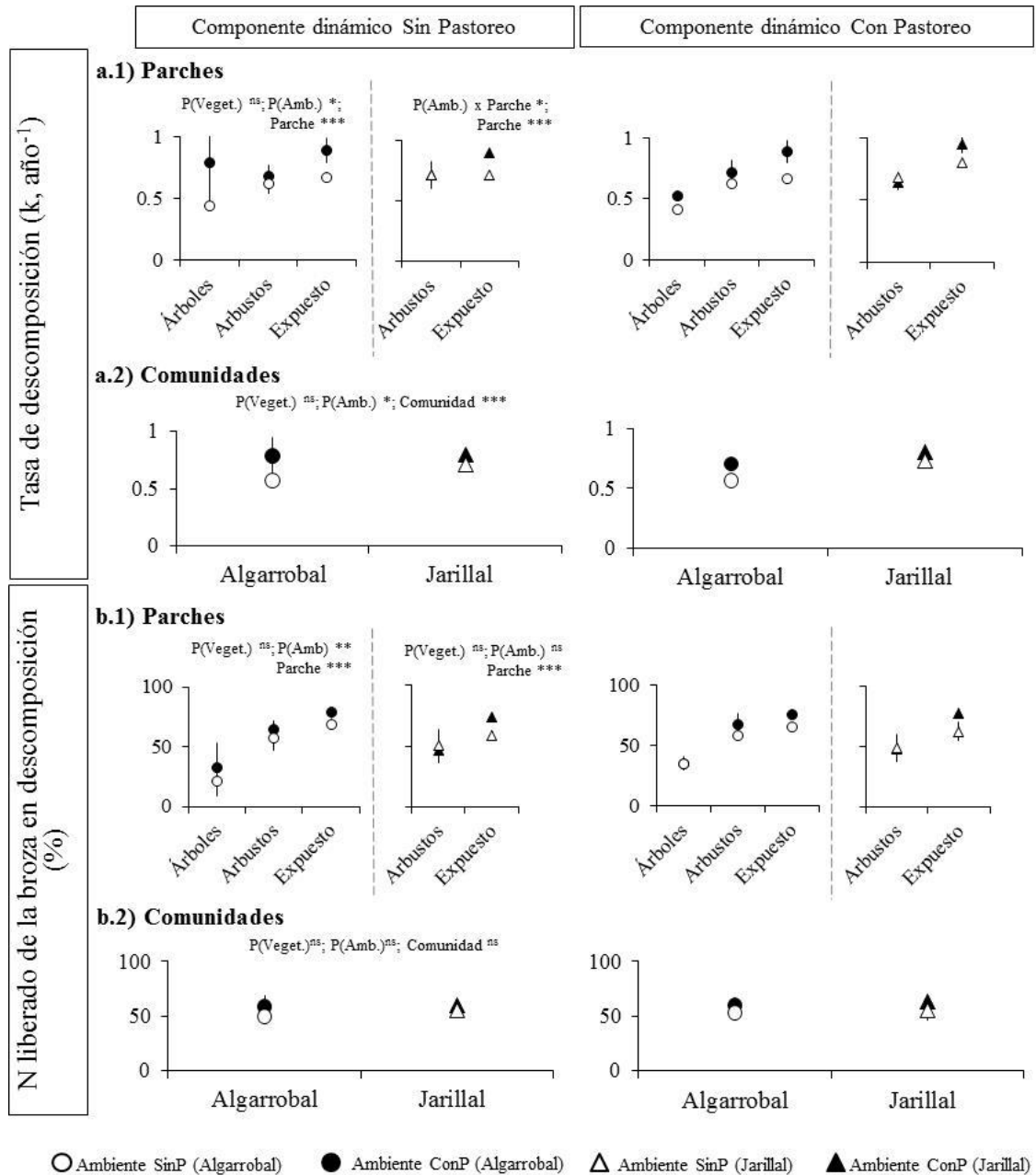


Figura 3.5. Efecto del pastoreo doméstico (SinP: exclusión pastoreo; ConP: con pastoreo) mediados por la vegetación dinámica (PVeget.) y las condiciones del ambiente (PAmb.) sobre la tasa de descomposición (a) y el N liberado de la broza (b), evaluados mediante un experimento de trasplantes recíprocos. Se comparan por separado los parches dentro de cada comunidad (a.1. y b.1) y las comunidades de algarrobal y jarillal (a.2 y b.2). Las figuras de la izquierda muestran las medias y E.E. de los componentes generados sin pastoreo y las de la derecha los de áreas con pastoreo. Los resultados estadísticos incluyen los dos tipos de componentes en todas las condiciones ambientales mencionadas (ambientes con o sin pastoreo, comunidades y/o parches). Se presentan los resultados de los efectos principales y solo las interacciones que fueron significativas: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ^{ns} $p > 0,1$.

Tabla 3.5. Parámetros del análisis de varianza del Experimento 3: Transplantes recíprocos de componentes dinámicos en ambientes con y sin pastoreo.

	1. Parches Algarrobal	2. Parches Jarillal	3. Comunidades
Tasa de descomposición componentes dinámicos <i>in situ</i> (k, año⁻¹)			
P(Vegetación)	F _{1,58} = 0,27; p = 0,61	F _{1,38} = 0,12; p = 0,73	F _{1,14} = 0,05; p = 0,83
P(Ambiente)	F _{1,58} = 7,10; p = 0,01	F _{1,38} = 3,33; p = 0,076	F _{1,14} = 6,01; p = 0,028
P(Veget.) x P(Amb.)	F _{1,58} = 0,26; p = 0,62	F _{1,38} = 0,14; p = 0,71	F _{1,14} = 0,19; p = 0,67
Unidad de vegetación	F _{2,58} = 22,12; p < 0,0001	F _{1,38} = 12,95; p = 0,0009	F _{1,14} = 35,02; p < 0,0001
P(Veget.) x U.veg.	F _{2,58} = 0,28; p = 0,76	F _{1,38} = 2,21; p = 0,15	F _{1,14} = 0,62; p = 0,45
P(Amb.) x U.veg.	F _{2,58} = 0,54; p = 0,59	F _{1,38} = 4,85; p = 0,034	F _{1,14} = 0,98; p = 0,34
P(Veget.)xP(Amb.)xU.veg.	F _{2,58} = 0,43; p = 0,65	F _{1,38} = 0,003; p = 0,96	F _{1,14} = 0,04; p = 0,84
N liberado de la broza en descomposición <i>in situ</i> (%)			
P(Vegetación)	F _{1,58} = 0,27; p = 0,60	F _{1,38} = 0,09; p = 0,77	F _{1,14} = 0,18; p = 0,68
P(Ambiente)	F _{1,58} = 11,54; p = 0,0012	F _{1,38} = 1,39; p = 0,25	F _{1,14} = 2,97; p = 0,11
P(Veget.) x P(Amb.)	F _{1,58} = 0,00; p = 0,97	F _{1,38} = 0,03; p = 0,87	F _{1,14} = 0,00; p = 0,98
Unidad de vegetación	F _{2,58} = 28,09; p < 0,0001	F _{1,38} = 13,09; p = 0,0009	F _{1,14} = 0,56; p = 0,46
P(Veget.) x U.veg.	F _{2,58} = 0,62; p = 0,54	F _{1,38} = 0,17; p = 0,68	F _{1,14} = 0,004; p = 0,95
P(Amb.) x U.veg.	F _{2,58} = 0,10; p = 0,91	F _{1,38} = 2,83; p = 0,10	F _{1,14} = 0,02; p = 0,89
P(Veget.)xP(Amb.)xU.veg.	F _{2,58} = 0,16; p = 0,86	F _{1,38} = 0,02; p = 0,88	F _{1,14} = 0,07; p = 0,80

Nota: Los resultados se analizaron mediante tres modelos, a escala de parches para cada una de las comunidades (Anova 1 y 2) y a escala de comunidad (parches promediados, Anova 3). Para cada análisis se informa los resultados para el efecto del pastoreo (P), las unidades de vegetación evaluadas, comunidad o parche según corresponda, y las interacciones entre los factores.

3.3.6. Efectos sobre la descomposición ponderada al conjunto de broza

El efecto del pastoreo sobre las tasas de descomposición ponderadas (kP) por la proporción de componentes (estáticos y dinámicos) en el mantillo varió a nivel de parches dentro de cada comunidad. Dentro del algarrobal, en los parches expuestos se observó que las kP fueron 34% menores en sitios con vs. sin pastoreo, mientras que en los parches bajo árboles y bajo arbustos no se observaron diferencias (Ponderación Nivel 1; Figura 3.6 a; Tabla 3.6). En los parches de jarillal no se observaron efectos del pastoreo (Ponderación Nivel 1; Figura 3.6 a; Tabla 3.6). Tampoco se observaron efectos del pastoreo sobre las kP a escala de comunidad, habiendo considerado la proporción de parches (Ponderación Nivel 2; Figura 3.6 b; Tabla 3.6).

Respecto a la kP del componente dinámico, el efecto del pastoreo fue diferente entre parches y comunidades. En el algarrobal la kP del componente dinámico con pastoreo fue un 4%, 34% y 44% menor que en sitios sin pastoreo para los parches bajo árboles, arbustos y expuestos respectivamente (Ponderación Nivel 1; Figura 3.7 a; Tabla 3.6). En los parches del jarillal se observó un efecto contrario sobre la kP del componente dinámico, ya que bajo los arbustos el pastoreo tuvo una tasa un 17% menor y en las áreas expuestas un 54% mayor que los sitios sin pastoreo (Ponderación Nivel 1; Figura 3.6 a; Tabla 3.6). El efecto del pastoreo a nivel de comunidad (Ponderación Nivel 2) fue diferente entre comunidades, ya que la kP dinámica fue mayor en el algarrobal sin pastoreo que bajo pastoreo y ocurrió lo inverso en el jarillal, aunque con menor magnitud (Figura 3.6 b; Tabla 3.6). En la kP del componente estático sólo se

observaron efectos del pastoreo a nivel de parches expuestos del algarrobal, donde fue un 28% menor en sitios con pastoreo que sin pastoreo. No se observaron efectos del pastoreo en otros parches del algarrobal y el jarillal (Ponderación Nivel 1; Figura 3.6 a; Tabla 3.6), ni a escala de comunidades (Ponderación Nivel 2; Figura 3.6 b; Tabla 3.6).

No se observaron efectos del pastoreo sobre el N liberado ponderado (NlibP) de la broza en descomposición tanto a escala de parches (Ponderación Nivel 1; Figura 3.6 c; Tabla 3.6) como de comunidad (Ponderación Nivel 2; Figura 3.6 d; Tabla 3.6). El NlibP en el componente dinámico fue menor en ambientes con pastoreo que sin el mismo. A nivel de parches del algarrobal los sitios con pastoreo presentaron un 7%, 8% y 8% más NlibP del componente dinámico que los sitios sin pastoreo para los parches bajo árboles, arbustos y expuestos respectivamente (Ponderación Nivel 1; Figura 3.6 c; Tabla 3.6). En los parches bajo arbustos y expuestos del jarillal con pastoreo el NlibP fue un 0,3% y 4% mayor que en los sitios sin pastoreo respectivamente (Ponderación Nivel 1; Figura 3.6 c; Tabla 3.6). El bajo porcentaje de diferencia en los parches bajo arbustos se debe a que en dos submuestras (de seis) se observó un efecto inverso importante (menor NlibP en pastoreo), sin considerar dichas muestras los parches bajo arbustos presentaron un 6% más NlibP bajo pastoreo. Las diferencias de NlibP en el componente dinámico tendieron a ser más importantes en la comunidad de algarrobal que en el jarillal ($p < 0,1$; Ponderación Nivel 2; Figura 3.6 d; Tabla 3.6). No se observaron efectos del pastoreo sobre el NlibP del componente estático, tanto a escala de parches (Ponderación Nivel 1; Figura 3.6 c; Tabla 3.6) como de comunidades (Ponderación Nivel 2; Figura 3.6 d; Tabla 3.6).

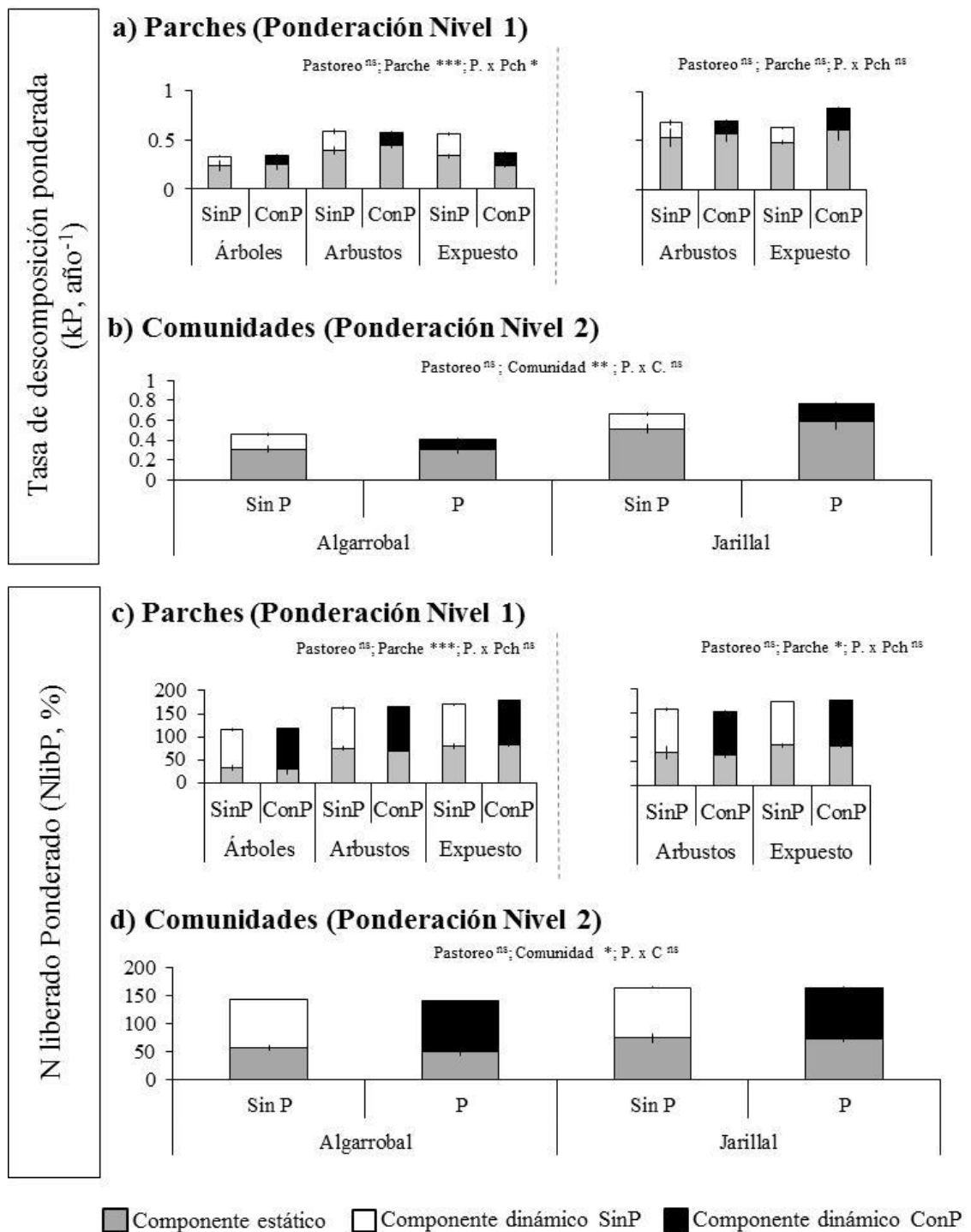


Figura 3.6. Efecto del pastoreo doméstico (SinP: exclusión pastoreo; ConP: con pastoreo) sobre la tasa de descomposición (a-b) y el N liberado de la broza (c-d) ponderados por los componentes de la broza y las unidades de vegetación del Monte Central. Los efectos sobre la totalidad de la broza se obtienen mediante la suma de los componentes estáticos (barras grises) y dinámicos sin o con pastoreo (barras blancas y negras respectivamente), cuyos valores se calcularon en relación a su abundancia relativa en cada parche (Nivel 1) y en cada comunidad, y considerando las proporciones de los parches (Nivel 2). Se presentan los valores medios y E.E. a nivel de parches (a-c) y a nivel de comunidades (b-d) con el resumen de los respectivos análisis: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ^{ns} $p > 0,1$.

Tabla 3.6. Parámetros del análisis de varianza de la ponderación de los efectos del pastoreo sobre la tasa de descomposición (kP) y el N liberado de la broza (NlibP).

Componente de la hojarasca	Ponderación Nivel 1 Parches Algarrobal	Ponderación Nivel 1 Parches Jarillal	Ponderación Nivel 2 Comunidades
Tasa de descomposición ponderada (kP, año⁻¹)			
Componentes estáticos + dinámicos			
Pastoreo	F _{1,2} = 2,46; p = 0,26	F _{1,2} = 1,43; p = 0,35	F _{1,6} = 0,19; p = 0,68
Unidad de vegetación	F _{2,26} = 22,05; p < 0,0001	F _{1,16} = 0,17; p = 0,69	F _{1,6} = 28,44; p = 0,002
Past. x U. vegetación	F _{2,26} = 4,63; p = 0,019	F _{1,16} = 1,07; p = 0,32	F _{1,6} = 1,91; p = 0,22
Componentes estáticos			
Pastoreo	F _{1,2} = 8,25; p = 0,10	F _{1,2} = 0,93; p = 0,44	F _{1,6} = 0,48; p = 0,52
Unidad de vegetación	F _{2,26} = 11,04; p = 0,0003	F _{1,16} = 0,22; p = 0,647	F _{1,6} = 24,27; p = 0,003
Past. x U. vegetación	F _{2,26} = 3,44; p = 0,047	F _{1,16} = 0,22; p = 0,65	F _{1,6} = 0,63; p = 0,46
Componentes dinámicos			
Pastoreo	F _{1,2} = 19,13; p = 0,0485	F _{1,2} = 2,79; p = 0,2367	F _{1,6} = 1,65; p = 0,25
Unidad de vegetación	F _{2,26} = 43,48; p < 0,0001	F _{1,16} = 13,26; p = 0,002	F _{1,6} = 15,67; p = 0,008
Past. x U. vegetación	F _{2,26} = 14,84; p = 0,0001	F _{1,16} = 18,01; p < 0,001	F _{1,6} = 13,75; p = 0,01
N liberado de la broza en descomposición ponderado (NlibP, %)			
Componentes estáticos + dinámicos			
Pastoreo	F _{1,2} = 1,50; p = 0,3453	F _{1,2} = 0,10; p = 0,78	F _{1,6} = 0,04; p = 0,84
Unidad de vegetación	F _{2,26} = 56,24; p < 0,0001	F _{1,16} = 7,66; p = 0,014	F _{1,6} = 12,21; p = 0,013
Past. x U. vegetación	F _{2,26} = 1,65; p = 0,21	F _{1,16} = 0,20; p = 0,66	F _{1,6} = 0,025; p = 0,88
Componentes estáticos			
Pastoreo	F _{1,2} = 0,09; p = 0,79	F _{1,2} = 0,09; p = 0,80	F _{1,6} = 0,71; p = 0,43
Unidad de vegetación	F _{2,26} = 60,87; p < 0,0001	F _{1,16} = 6,50; p = 0,021	F _{1,6} = 11,46; p = 0,015
Past. x U. vegetación	F _{2,26} = 2,50; p = 0,102	F _{1,16} = 0,07; p = 0,80	F _{1,6} = 0,23; p = 0,65
Componentes dinámicos			
Pastoreo	F _{1,2} = 22,64; p = 0,0414	F _{1,2} = 29,46; p = 0,0323	F _{1,6} = 626,5; p < 0,0001
Unidad de vegetación	F _{2,26} = 31,21; p < 0,0001	F _{1,16} = 5,79; p = 0,029	F _{1,6} = 8,44; p = 0,027
Past. x U. vegetación	F _{2,26} = 0,13; p = 0,88	F _{1,16} = 1,08; p = 0,31	F _{1,6} = 4,88; p = 0,069

Nota: Los resultados se analizaron por separado a escala de parches (Ponderación Nivel 1) y a escala de comunidad (Ponderación Nivel 2).

3.4. DISCUSIÓN

En conjunto, los resultados indican que el disturbio por pastoreo doméstico jugó un rol menor como control de la descomposición de broza frente a la heterogeneidad biótica y abiótica asociada a las comunidades edáficas y los parches de vegetación en este sistema del Monte central. Se observaron efectos del pastoreo mediados por las condiciones del ambiente y no por la calidad de la broza del componente dinámico. Ese efecto implicó la aceleración de la descomposición y la liberación de N desde la broza, aunque hubo variaciones según el tipo de sustrato, comunidad y parches evaluados. Sin embargo, al calcular los valores ponderados de descomposición y liberación de N por la abundancia relativa de los distintos componentes de la vegetación, se observó que en general el pastoreo redujo la tasa de descomposición del componente dinámico, pero esos efectos fueron contrarrestados por la inclusión del componente estático. Por lo

tanto, los resultados sugieren que en el balance a escala de ecosistema completo, los procesos de reciclado de C y N en la hojarasca no fueron afectados de manera evidente por el pastoreo. La broza aportada por las especies de árboles y arbustos (componente estático) y la heterogeneidad ambiental del sistema a distintas escalas, tendrían un rol fundamental en la estabilización del funcionamiento del Monte frente al disturbio por pastoreo.

3.4.1. Efectos del pastoreo mediados por la calidad de broza y las condiciones del ambiente

En concordancia con la falta de efecto del pastoreo sobre la dinámica de descomposición, no se observaron cambios importantes en la composición y estructura de las comunidades vegetales del Monte. Sí se observó una mayor diversidad de las especies más abundantes (e^H) en los parches de algarrobal con pastoreo respecto de los sitios bajo clausura (Reserva de Ñacuñán, Apéndice 2 Tabla A2.2). Estudios previos en la región también informaron efectos del pastoreo poco evidentes y variables sobre la estructura y composición de la vegetación (Gonnet 1998; Rossi 2004), aunque algunos trabajos indican cambios en la abundancia relativa de algunas especies de pastos asociadas a su palatabilidad y selectividad por el ganado (Guevara *et al.* 1996; Gonnet 1998; Sassi *et al.* 2009). De hecho, los sustratos de broza de los componentes dinámicos utilizados en estos experimentos reflejaron tanto la información de los censos realizados en los sitios de estudio, como los antecedentes locales previamente publicados (Tabla 3.1).

Los componentes dinámicos presentaron diferencias en su calidad química asociadas al pastoreo, especialmente para el jarillal, donde el componente dinámico pastoreado tuvo mayor concentración de N y menor C:N que el no pastoreado. Dichas diferencias son inversas a las esperadas (i.e. menor calidad de componentes dinámicos con pastoreo) conforme a los antecedentes e hipótesis planteadas (Asner *et al.* 2003; Carrera y Bertiller 2013). Sin embargo las diferencias en magnitud fueron bajas. En el jardín común no se observaron diferencias significativas atribuibles al pastoreo en la tasa de descomposición para ninguna de las dos comunidades (Figura 3.3, Tabla 3.2). Tampoco se observaron efectos del pastoreo mediados por la calidad del componente dinámico al incubar la broza *in situ*, para ninguna de las comunidades o parches de vegetación evaluados (Figura 3.5 a). Estos resultados concuerdan con antecedentes en sistemas similares (Moretto *et al.* 2001; Carrera y Bertiller 2013). La escasa diferencia en la calidad química de la broza producida en sitios pastoreados y no pastoreados podría explicar la ausencia de un efecto significativo en la descomposición (Vaieretti *et al.* 2013). No obstante, otros trabajos en sistemas semiáridos que informaron diferencias más evidentes en la calidad asociadas al pastoreo, observaron cambios significativos en los efectos sobre las tasas de descomposición en jardín común y en el campo (Güsewel *et al.* 2005; Carrera *et al.* 2008; Carrera y Bertiller 2013; Vaieretti *et al.* 2013). En diferentes ecosistemas áridos y subhúmedos de la Argentina, donde los pulsos de humedad concuerdan con las mayores temperaturas, se observó un mayor control climático de la descomposición respecto a la calidad de sustratos (Pérez Harguindeguy *et al.* 2007; Noe y Abril 2008). Es posible que en ciertos sistemas, el control ambiental de la descomposición sea tan fuerte que enmascare los efectos de la calidad de sustratos (Schrama *et al.* 2013; Poca *et al.* 2015), para el rango de condiciones exploradas.

El pastoreo afectó las condiciones ambientales que generalmente se consideran determinantes de la tasa de descomposición. Con el pastoreo se incrementaron la cobertura de suelo desnudo, la humedad edáfica, marginalmente el C en el suelo, y se

redujo la cobertura de costras biológicas y la broza acumulada en el suelo (Tabla 3.3, Apéndice 2, Tablas A2.1 y A2.2). Esos efectos ambientales del pastoreo fueron, en general, observados en ambas comunidades y en los distintos parches de cada comunidad. En particular, la reducción de la cobertura del suelo por el pastoreo había sido informada por varios estudios previos en la zona de estudio (e.g. Gonnet 1998; Asner *et al.* 2003; Rossi 2004; Pol *et al.* 2014; Chillo y Ojeda 2014), así como la reducción de la costra biológica que suele estar asociada a la degradación estructural del suelo (Gómez *et al.* 2012). Los resultados de este trabajo indican que dichos cambios tuvieron pocas repercusiones en la tasas de descomposición. En general los efectos mediados por cambios en las condiciones del ambiente variaron según el sustrato considerado, se observó una aceleración de la descomposición del componente dinámico, no se observaron cambios en el componente estático y los efectos en la descomposición de festuca fueron variables según el parche y comunidad considerados (Figuras 3.4 y 3.5). Es posible que los efectos del pastoreo en la descomposición del componente estático hayan sido enmascarados por el ingreso imprevisto de broza dentro de las bolsitas (ver metodología), aunque la cantidad que ingresó fue similar en ambas condiciones de pastoreo. En otros sistemas con precipitaciones de estacionalidad estival también se observaron efectos variables del pastoreo a través de sus impactos sobre las condiciones ambientales (Fornara y Du Toit 2008; Giese *et al.* 2009; Vaieretti *et al.* 2010, 2013; Wang *et al.* 2015).

En conjunto, aparentemente el régimen climático del Monte y las altas tasas de descomposición de la hojarasca podrían enmascarar los efectos del pastoreo. No obstante se observó que el pastoreo aceleró las tasas de descomposición del componente dinámico a través de cambios en las condiciones del ambiente (Figura 3.5). De manera similar en la región sur del Monte se observó que la mezcla de hojarasca local (dinámica + estática) en ambientes con pastoreo presentaba mayores tasas de descomposición que la de ambientes sin pastoreo (Carrera *et al.* 2008). Sin embargo dicho trabajo no pudo discriminar los efectos mediados por las condiciones del ambiente o la calidad de la broza, su interacción, ni los efectos sobre los componentes estáticos (leñosas) y dinámicos (pastos). Adicionalmente en este estudio el efecto del pastoreo mediado por las condiciones del ambiente se observó especialmente en el algarrobal y en los parches expuestos del jarillal. En general en los parches bajo arbustos, tanto de *L. cuneifolia* como de *L. divaricata* no se observó un efecto importante del pastoreo en la tasa de descomposición de ninguno de los sustratos evaluados, mientras que la mayor parte de los efectos del pastoreo se observaron en los parches expuestos del jarillal (Figuras 3.4 y 3.5). Por lo tanto, la inclusión explícita de las diferentes comunidades y parches en el diseño experimental del estudio permitió a su vez discriminar las variaciones en los efectos.

Siguiendo lo anterior, varios de los resultados del presente trabajo sugieren que los impactos del pastoreo presentan diferentes magnitudes e incluso direcciones del efecto según la unidad de vegetación considerada (Augustine y McNaughton 2006). No obstante la dimensión de interacción del efecto del pastoreo con la heterogeneidad de comunidades y parches fue menor considerando las variaciones intrínsecas del funcionamiento entre los mismos (Adler *et al.* 2001; Chaneton 2005). De manera similar en pastizales productivos de la Sierras de Córdoba (Argentina) se observó que el efecto de la heterogeneidad ambiental fue más importante que el cambio en la calidad de sustratos del pastoreo (Vaieretti *et al.* 2013). En general tanto en condiciones con o sin pastoreo se observó un importante control de la descomposición y el reciclado de N

durante la misma según el tipo de comunidad y parche analizado. Curiosamente, otros trabajos en las regiones australes y centrales del Monte reportan no haber observado efectos importantes entre parches (Carrera *et al.* 2008; Miner *et al.* 2010). Posiblemente las diferencias en los resultados se asocien a condiciones particulares en los sustratos de descomposición y los métodos de evaluación utilizados; por ejemplo aquí se observó que el ingreso de broza a las bolsas en este tipo de sistema puede ser importante si no es controlado. Un beneficio adicional de considerar la heterogeneidad de impactos en diferentes unidades de vegetación es que permite evaluar los efectos ponderados a nivel del ecosistema que integran las diferentes respuestas de los parches y componentes.

3.4.2. Efectos del pastoreo sobre el reciclado de N

Los efectos del pastoreo sobre el la liberación de N de la broza en descomposición fueron pequeños o nulos, y no presentaron necesariamente las mismas tendencias que las tasas de descomposición. El pastoreo no modificó el N liberado del componente estático pero sí se observó una mayor liberación de N en *Festuca arundinacea* y en los componentes dinámicos, especialmente en la comunidad de algarrobal. Los efectos sobre la liberación de N mediados por cambios en las condiciones del ambiente presentarían una mayor coherencia entre los tipos de broza evaluados respecto a lo observado con las tasas de descomposición. Dicha consistencia a su vez reafirma las evidencias respecto al bajo impacto del pastoreo mediado por la calidad de broza de descomposición en este sistema (Pérez Harguindeguy *et al.* 2007; Noe y Abril 2008; Schrama *et al.* 2013).

Estudios a escala global han remarcado una alta asociación entre el contenido inicial de N en la hojarasca y la liberación de N durante la descomposición (Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008). Dichos trabajos a su vez sugieren que tal dependencia no ocurriría en zonas áridas (Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008) y señalan a la fotodegradación como uno de los mecanismos intervinientes (ver Austin y Vivanco 2006). Por otro lado, recientemente se ha señalado que la broza expuesta a alta radiación solar estimularía el acceso de los descomponedores los tejidos más fácilmente degradables (Autin *et al.* 2016). Si bien este podría ser el caso del Monte, sería esperable también encontrar diferencias entre parches con alta o baja cobertura del suelo, que no fueron observadas en este estudio. De manera similar, un trabajo en la región sur del Monte, observó que la liberación de N de la broza no variaba entre ambientes expuestos o no a la radiación UV ni a la humedad (Bosco *et al.* 2016). Los resultados del Capítulo 2 de esta tesis, donde se evalúa la descomposición en la estepa patagónica, muestran un claro efecto del pastoreo mediado por la calidad de la broza sobre la retención de N durante la descomposición. En general otros trabajos donde se observaron efectos mediados por las condiciones del ambiente (Biondini y Manske 1996; Shariff *et al.* 1994; Moretto *et al.* 2001; Olofsson y Oksanen 2002; Olofsson *et al.* 2004) reportan una reducción en la liberación de N de los sustratos comunes en ambientes con pastoreo, efecto contrario al observado aquí en el algarrobal. Todo lo anterior afirma la necesidad de intensificar el estudio de los controles del reciclado de N, específicamente durante el proceso de descomposición de hojarasca en sistemas áridos y semiáridos.

3.4.3. Efectos del pastoreo ponderados al conjunto de broza

El ejercicio de ponderación de resultados integrando los componentes estáticos y dinámicos, junto a la abundancia relativa de los mismos en los parches y en las comunidades, mostró efectos del pastoreo diferentes a los observados a nivel de bolsas

de descomposición (Ponderación Nivel 1 y 2). A nivel general se observó que el pastoreo redujo levemente las variables ponderadas de las tasas de descomposición y el N liberado para los componentes dinámicos (kP y NlibP respectivamente; Figura 3.6). La inclusión de los componentes estáticos compensó las pequeñas variaciones observadas en el dinámico por efectos del pastoreo. Este análisis sugiere que la influencia histórica del pastoreo no generó grandes cambios en el reciclado de C y N del mantillo en las comunidades de jarillal y algarrobal del Monte Central.

Si bien los efectos del pastoreo observados en este estudio fueron en general de pequeña magnitud, la extrapolación considerando las variaciones entre diferentes comunidades y parches se hace especialmente relevante en paisajes tan heterogéneos como los encontrados en sistemas áridos y semiáridos (Cingolani *et al.* 2008). Incluso al extrapolar los resultados por la abundancia relativa de los componentes en las unidades de la vegetación se observaron variaciones en los efectos entre los mismos (Figura 3.6). Por otro lado, no se han observado precedentes que analicen la información por componentes asociados a la sensibilidad al pastoreo. Dicho análisis permite vislumbrar por un lado el importante rol estructural de la vegetación leñosa del sistema estudiado, que de alguna manera otorgó resistencia a los impactos del disturbio selectivo del pastoreo. A su vez la consideración de los componentes estáticos y dinámicos en forma separada permitiría analizar escenarios de variaciones en dicha sensibilidad y por lo tanto en sus repercusiones sobre el funcionamiento. Por ejemplo si la vegetación identificada como estática presentara variaciones en su abundancia y composición, condición que ha sido observada en la región sur del Monte (e.g. Bisigato y Bertiller 1997; Kopfl *et al.* 2007), los impactos del pastoreo podrían hacerse mucho más relevantes. Sin embargo, vale recordar que este estudio no consideró la posibilidad de interacción entre los componentes estáticos y dinámicos durante la descomposición, lo que podría generar respuestas diferentes a las observadas (Gessner *et al.* 2010). Además, la interacción entre componentes del mantillo y los cambios generados por disturbios como el pastoreo puede ser diferente según las condiciones químicas y físicas de los diferentes tejidos utilizados en los experimentos, un aspecto que en general ha sido poco considerado hasta el momento (Hobbie 2015).

3.4.4. Conclusiones

El enfoque experimental de este estudio permitió desglosar los impactos del pastoreo durante la descomposición de hojarasca considerando gran parte de los componentes de la vegetación y su heterogeneidad espacial. No hay precedentes de estudios que hayan abarcado, para un mismo sistema, la heterogeneidad de parches y comunidades en forma conjunta, incorporando la hojarasca producida por diferentes componentes (estático y dinámico) y su respuesta al pastoreo. En total, se observó que el pastoreo generó cambios en la descomposición principalmente a través de su impacto sobre las condiciones ambientales del sitio. No obstante, ese efecto pareció ser un disturbio menor, considerando la influencia del mosaico espacial de la vegetación sobre el funcionamiento del ecosistema, que en ecosistemas semiáridos y áridos depende de la distribución de plantas leñosas dominantes (Aguiar y Sala, 1999). En el caso del Monte central, es posible que ante condiciones de cargas ganaderas crecientes, los impactos del pastoreo adquieran mayor importancia funcional (Chillo y Ojeda 2014). Dado que las cargas ganaderas en este sistema han sido incrementadas en las últimas décadas, resultaría de gran interés aplicar el enfoque de este trabajo a través de un rango amplio de intensidades de pastoreo.

CAPÍTULO IV

Impacto del pastoreo sobre el reciclado de C y N a lo largo de un gradiente de humedad ambiental en comunidades de bosque templado

4.1. INTRODUCCIÓN

El conocimiento de los impactos ecológicos debidos a la introducción de herbívoros exóticos resulta un aspecto fundamental en el diseño de estrategias para la conservación de bosques templados. Los herbívoros ungulados pueden alterar la estructura y composición del sotobosque, y afectar su biodiversidad local y regional (Pastor *et al.* 1993; Vázquez 2002; Spear y Chown 2009; Nettle *et al.* 2011). Dichos impactos pueden tener consecuencias importantes sobre el funcionamiento del ecosistema, por ejemplo al alterar el proceso de descomposición de la hojarasca y su influencia sobre el reciclado de nutrientes (Pastor y Cohen 1997; Augustine y McNaughton 1998; Bardgett y Wardle 2003). A partir de lo conocido para pastizales, se sabe que los impactos del pastoreo sobre la vegetación y el funcionamiento del ecosistema pueden cambiar con la productividad y las condiciones del hábitat. Las especies de pastizales áridos suelen presentar alta resistencia a la herbivoría, mientras que las de pastizales más productivos son más susceptibles o bien presentan características de tolerancia. Por lo tanto, es esperable que los cambios del pastoreo se incrementen con la productividad del sistema (Milchunas *et al.* 1988; Chase *et al.* 2000; Lezama *et al.* 2014; ver Capítulo 1). No obstante, aún se conoce poco cómo varían los efectos de los grandes herbívoros a lo largo de gradientes ambientales en sistemas boscosos (Mason *et al.* 2010; Randall y Walters 2011; Suzuki *et al.* 2013). Si el impacto del pastoreo dependiera del contexto ambiental asociado a variaciones en la productividad o humedad del hábitat, entonces sería posible identificar los bosques más vulnerables para priorizar su manejo y conservación.

Numerosos estudios remarcan que el pastoreo es un determinante fundamental de la estructura y composición del sotobosque en bosques templados (Bardgett y Wardle 2003; Didion *et al.* 2011; Wright *et al.* 2012; Hegland *et al.* 2013). La variación de caracteres de las especies relacionados con la tolerancia y resistencia a la herbivoría puede determinar la magnitud y dirección del efecto del pastoreo en el ecosistema. Tanto los caracteres de las especies dominantes en bosques como el valor de los mismos pueden variar a lo largo de gradientes ambientales (Bertiller *et al.* 2006; Wise y Abrahamson 2007; Mason *et al.* 2010) y, por lo tanto, pueden exhibir diferentes respuestas a la herbivoría (Coley *et al.* 1985; Pastor y Cohen 1997; Augustine y McNaughton 1998; Díaz *et al.* 2006). Es posible que tanto la tolerancia al estrés en bosques secos, como la tolerancia a la sombra en bosques húmedos más densos, se asocien a valores de caracteres que indirectamente confieran resistencia a la herbivoría (Bryant *et al.* 1983; Hanley *et al.* 2007; Coomes *et al.* 2009; Wise y Abrahamson 2007; Baraza *et al.* 2010). A su vez, el pastoreo puede disminuir la dominancia de arbustos (Hegland *et al.* 2013) o de bambuceas (Darabant *et al.* 2007), favorecer indirectamente a especies subordinadas y colonizadoras (Vázquez 2002; Vavra *et al.* 2007; Randall y Walters 2011), y así también generar un cambio en el valor promedio de los caracteres. Este efecto podría ser más fuerte en sistemas más productivos, con sotobosques más densos que los de bosques más secos (Vázquez 2002; Randall y Walters 2011). Alternativamente, la mayor disponibilidad de luz en los bosques secos o menos productivos podría favorecer la dominancia de especies herbáceas de rápido crecimiento y mayor susceptibilidad a la herbivoría (Coley *et al.* 1985; Coomes *et al.* 2009; Mason *et al.* 2010).

De lo anterior se desprende que los mecanismos de respuesta a la herbivoría en bosques pueden ser algo más complejos que lo predicho por los modelos generados en

pastizales. En general se sabe poco sobre la importancia relativa del efecto del pastoreo doméstico sobre el reciclado de C y N en la hojarasca de bosques templados, y cómo la importancia de las vías mediadas por la vegetación y las condiciones del ambiente pueden variar con el contexto ambiental (ver Capítulo 1; Wardle *et al.* 2001, 2002; Sjögersten *et al.* 2012; Stark *et al.* 2015). En algunos bosques primarios, la introducción de herbívoros ungulados exóticos representa un disturbio novedoso para el ecosistema, por lo que el dosel maduro en general no ha sido impactado en forma directa (Darabant *et al.* 2007; Mason *et al.* 2010). En general, los impactos de los herbívoros ungulados ocurren sobre las especies del sotobosque y sobre los renuevos de árboles que sostienen la regeneración del bosque, que en el contexto de esta tesis fueron definidos como componentes “dinámicos” en relación al pastoreo (ver Capítulo 1; Bardgett y Wardle 2003). Pero la hojarasca dominante de los bosques normalmente está constituida por las hojas de árboles adultos que dominan el dosel (Grime 1998; Ellison *et al.* 2005) y que representarían al componente “estático” ante los impactos de ungulados (Capítulo 1), al menos mientras que no se hagan evidentes efectos de largo plazo sobre la regeneración de esas poblaciones de árboles (Mason *et al.* 2010). La integración de los efectos de los herbívoros sobre la descomposición de los componentes dinámico y estático en los bosques es un problema que aún no ha sido considerado, pero es clave para comprender el rol de las especies dominantes en los ecosistemas (Grime 1998, Ellison *et al.* 2005).

En el presente estudio se examinó el efecto de la influencia histórica del pastoreo por ganado bovino en bosques de *Nothofagus dombeyi* (coihue) distribuidos a lo largo de un gradiente regional de humedad en el norte de la Patagonia. Se analizan los cambios sobre la vegetación (Piazza *et al.* 2016) y sobre el ambiente, y sus repercusiones en el proceso de descomposición de hojarasca. Aquí se puso a prueba la hipótesis que el efecto histórico del pastoreo sobre la descomposición refleja el balance entre los cambios inducidos en la composición de la broza vegetal y las condiciones del ambiente de descomposición (Capítulo 1). Ese balance varía a escala regional de acuerdo con la disponibilidad de recursos en el ambiente (Figura 4.1). Específicamente, se postuló que el pastoreo desacelera la descomposición de hojarasca y que dicho efecto se incrementa desde los bosques más secos hacia los bosques más húmedos. Los cambios estarían determinados, por un lado, por el incremento en la abundancia de especies que producen hojarasca de menor calidad dentro del componente “dinámico” del sotobosque. Por otro lado, el pastoreo cambiaría las condiciones del ambiente para la descomposición, principalmente por que la remoción de biomasa y la compactación del suelo afectarían las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, que en conjunto reducirían la actividad de los descomponedores del suelo y por ende las tasas de reciclado de C y N de la hojarasca.

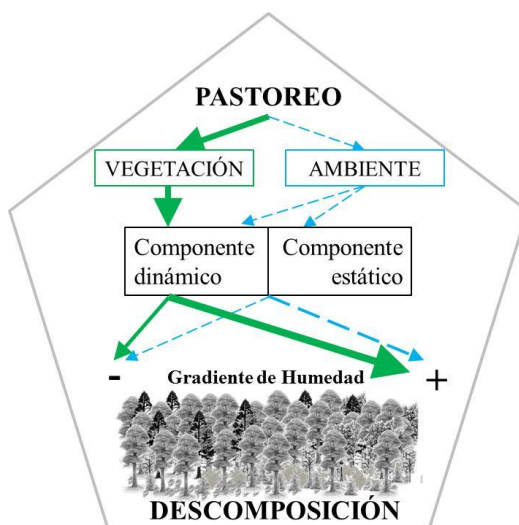


Figura 4.1. Efectos del pastoreo en el reciclado de C y N durante la descomposición de hojarasca entre comunidades a lo largo de un gradiente de humedad ambiental. Los efectos consideran cambios en la calidad de la broza (vía vegetación, líneas continuas) y las condiciones del ambiente de descomposición (vía ambiente, líneas discontinuas), sobre componentes dinámicos y estáticos (ver Capítulo 1). Las flechas indican la influencia del pastoreo sobre los componentes del sistema y su grosor representa la magnitud hipotética del efecto. Ver Figura 2.1 del Capítulo 2 para más referencias.

4.2. MÉTODOS

4.2.1. Sitio de estudio

El estudio se realizó en el Parque Nacional Nahuel Huapi (PNNH), localizado en el noroeste de la Patagonia andina (41° 09' S, 71° 18' O). El paisaje de la región fue moldeado por múltiples glaciaciones durante el Cuaternario, habiéndose producido el último repliegue hace 14.000-12.000 años AP (Veblen *et al.* 1992). Los suelos son Andisoles desarrollados sobre sucesivas capas de cenizas volcánicas (Mazzarino *et al.* 1998; Satti *et al.* 2003). El clima es templado frío, con temperaturas medias anuales de ~8 °C. La precipitación media anual decrece marcadamente de oeste a este, desde ~3500 mm/año en la divisoria de la Cordillera de los Andes hasta ~800 mm/año en el ecotono bosque-estepa, ubicado a unos 60 km al este (Barros *et al.* 1983; Veblen *et al.* 1996). La mayor parte de las precipitaciones ocurren en otoño e invierno (abril-septiembre), siendo normalmente escasas entre octubre y marzo, que es la principal temporada de crecimiento.

Los sitios de estudio se localizaron a 800-900 m.s.n.m, a lo largo de un gradiente de precipitaciones de 1500 a 2800 mm/año, siendo representativos de los bosques siempreverdes de coihue (*N. dombeyi*), que en la región abarcan un amplio rango de precipitaciones (~1000 a 4500 mm/año) (Veblen *et al.* 1992; 1996; Suarez 2010). Esta especie forma stands monoespecíficos, altos (20-30 m altura) y densos (> 70 % de cobertura). La conífera *Austrocedrus chilensis* aparece como especie subdominante e incrementa su abundancia hacia los sitios más secos. Los bosques más húmedos presentan además algunas especies de dosel representativas de la Selva Valdiviana como *Maytenus magellanica*, *Drimys winteri* y *Weinmannia trichosperma* (Veblen *et*

al. 1992; 1996; Ezcurra y Brion, 2005). El sotobosque frecuentemente se encuentra dominado por *Chusquea culeou* (caña colihue), pero también se desarrollan especies de árboles bajos y arbustivas, siendo algunas de las más frecuentes *Aristotelia chilensis* (maqui), *Ribes magellanicum* (parrilla), *Lomatia hirsuta* (radal), *Schinus patagonicus* (laura), *Berberis buxifolia* (calafate), *Berberis darwinii* (michay) y *Maytenus chubutensis* (chaurilla). Además, la comunidad comprende algunos helechos bajos y hierbas dicotiledóneas, mientras que las monocotiledóneas son escasas en los bosques de dosel cerrado (Veblen *et al.* 1996; Ezcurra y Brion 2005).

En esta región las densidades de ungulados nativos son extremadamente bajas y han permanecido así, o incluso disminuido, desde el establecimiento de los europeos hace unos 400 años (Veblen *et al.* 1996; Vázquez 2002). El pequeño cérvido *Pudu pudu* fue probablemente el ramoneador más abundante en los sotobosques previamente a la colonización, mientras que herbívoros más grandes como los camélidos *Hippocamelus bisulcus* y *Lama guanicoe* muestran preferencia por áreas más abiertas y ecotonales (Vázquez 2002). El ganado doméstico, incluyendo bovinos, ovinos y equinos, fue introducido en la zona del lago Nahuel Huapi a fines del siglo XIX (Veblen *et al.* 1992; 1996). Otros ungulados exóticos como el ciervo colorado (*Cervus elaphus*) y el jabalí (*Sus scrofa*), se introdujeron posteriormente para la caza deportiva, pero se expandieron rápidamente en los bosques (Vázquez 2002). Hacia mediados del siglo XX la ganadería bovina representaba la principal actividad de los pobladores. Cuando se creó el Parque Nacional Nahuel Huapi en 1934, se implementaron políticas de protección y ordenamiento del territorio y se otorgaron permisos de pastoreo restringiendo el número de animales por poblador.

Actualmente se estima que el ganado bovino ocupa un 56 % de la superficie del PNNH (Lauría Sorge y Romero 1999). En las zonas donde se ubicaron los sitios de estudio, las densidades de ganado serían menores a 0,1 vacas/ha (Lauría Sorge y Romero 1999). Sin embargo, el ganado circula libremente por el bosque y el uso de alambrados y cercos es limitado, y existe abundante ganado ilegal y asilvestrado, por lo que es difícil conocer las cargas históricas reales (Veblen *et al.* 1992). En general, los bovinos ocupan zonas altas del paisaje en los meses cálidos (“veranadas”) y zonas más bajas en los meses fríos (“invernadas”). Los bosques de coihue objeto del presente estudio son mayormente utilizados como sitios de invernada. Si bien el ganado tiene hábitos de pastoreo, afectando el escaso tapiz herbáceo del sotobosque, en este sistema los vacunos también ramonean fuertemente sobre el estrato arbustivo (Relva y Veblen 1998; Vila y Borrelli 2011).

El ganado y los ciervos afectan en forma importante al sotobosque (Veblen *et al.* 1992; Vázquez y Simberloff 2004; Raffaele *et al.* 2007; 2011; Relva *et al.* 2010). En cambio, no hay evidencias de efectos del pastoreo sobre las especies del dosel superior, dado que los bosques maduros actuales se establecieron hace más de 100 años, antes de la introducción de los herbívoros exóticos. Sin embargo, el pastoreo afecta la regeneración de las especies arbóreas y podría, potencialmente, cambiar la estructura y composición del bosque en el largo plazo (Relva y Veblen 1998; Raffaele *et al.* 2011). Además, el dosel principal también sería afectado si el pastoreo generara cambios de largo plazo en el reciclado de C y nutrientes en el suelo (Gobbi y Raffaele 2010). Dada la amplia distribución del ganado bovino en la región, resulta muy difícil encontrar áreas que no hayan estado expuestas a su impacto. Sin embargo, existen áreas que son de difícil acceso para los animales (e.g. islas lacustres, sitios con pendientes pronunciadas, cañadones) y algunas áreas protegidas, donde se observan características bien diferentes a las zonas bajo influencia del ganado, especialmente una importante

cobertura de sotobosque y renovales de coihue y ciprés (Veblen *et al.* 1992; Vázquez y Simberloff 2004).

4.2.2. Diseño experimental

Durante el verano de 2010 se seleccionaron 10 de bosques maduros de *N. dombeyi* (>150-200 años de edad) localizados a lo largo de una transecta NO–SE de 90 km (Figura 4.2). Los sitios fueron elegidos para representar dos condiciones de uso de la tierra contrastantes en términos de presencia/ausencia histórica de ganado doméstico. La existencia de bosques maduros que no hayan estado sometidos a disturbios por parte de herbívoros domésticos es extremadamente rara en la región (Veblen *et al.* 1992; Raffaele *et al.* 2007). Por lo tanto, el diseño experimental se encontró restringido por la disponibilidad y ubicación geográfica de los sitios libres de pastoreo bovino.

En primer término se seleccionaron cuidadosamente cinco áreas donde el acceso al ganado estuviera impedido por barreras naturales (3 bosques) o bien restringido por el manejo del parque (2 bosques). Dichos bosques se encuentran ubicados a distintas distancias desde la Cordillera de Los Andes (meridiano 72°, Tabla 1) y por lo tanto reciben diferente cantidad de precipitaciones (Barros *et al.* 1983). En segundo término, para cada bosque sin pastoreo se seleccionó a la par el área equivalente más cercana, pero que hubiera tenido presencia de ganado doméstico al menos por los últimos 50 años (Tabla 4.1). La distancia promedio entre los sitios apareados fue 9 km. La historia de uso ganadero en los sitios se corroboró con investigadores locales, autoridades del PNNH y pobladores, y se ratificó por la observación de rastros animales, heces y vegetación ramoneada. La caracterización de los sitios permitió contar con la confiabilidad suficiente para asegurar que los mismos representan un contraste claro de uso por ganado doméstico durante al menos 50 años (Tabla 4.1). Los bosques dentro de cada par fueron elegidos de modo de maximizar el contraste por historia de pastoreo y minimizar las diferencias en precipitaciones anuales, estructura y cobertura del dosel, influencia lacustre, elevación, historia de fuego reciente, extracción de leña y presencia de otros ungulados exóticos (e.g. ciervo colorado y jabalí). Ninguno de los sitios presentó incendios de gran escala por al menos 80-100 años. El dosel del bosque presentó mínimas diferencias en cobertura entre sitios apareados o a lo largo del gradiente ambiental (Tabla 4.1).

Para representar adecuadamente las diferencias en el balance hídrico a través del área de estudio, se calculó el Índice de Humedad (IH) de cada par de sitios. Para ello se utilizaron los valores de precipitación media anual (PP, mm/año; Barros *et al.* 1983) y evapotranspiración potencial (ETP, mm/año, Thornthwaite 1948), donde $IH = PP/ETP$ (Knapp y Smith 2001, Tabla 4.1). En los sitios sin pastoreo se determinó la temperatura del aire y la humedad relativa media diaria durante dos años (enero 2011 - diciembre 2012) utilizando sensores automáticos ubicados a ~1,80 m de altura (mediciones por hora; HOBO, Onset Computer Corp., Mass.). Se asumió que las diferencias latitudinales de los sitios dentro de cada par generarían una diferencia de temperatura media anual menor al 7 %. La temperatura media anual varió entre 7,7 °C en los bosques más húmedos y 9,5 °C en los bosques más secos; el promedio anual de humedad relativa del aire se relacionó inversamente con la temperatura, variando entre 67 y 86 %, en los bosques secos y húmedos, respectivamente (Figura 4.2; Tabla 4.1). La ETP anual se calculó con datos de la temperatura estimada con los sensores (HOBOS), se corrigió por la cantidad de días de cada mes y las horas de sol correspondientes a la latitud de cada sitio sin pastoreo. Se adjudicó a cada par de sitios un único índice de humedad (IH)

utilizando la precipitación promedio de ambos y la ETP de los sitios sin pastoreo. Los sitios de estudio conformaron un gradiente ambiental con un $IH = 2,7-4,6$. Al incrementarse el IH , los sitios sin pastoreo se caracterizaron por menor luminosidad en el sotobosque y mayor humedad edáfica, mientras que variables como la cobertura de dosel y del sotobosque o el contenido de C y N total en el suelo (0-10 cm) no variaron significativamente entre sitios (Figura 4.2).

Adicionalmente, se obtuvieron datos del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) provistos por las imágenes satelitales de MODIS/Terra (ORNL DAAC, 2008) para el período 2000-2010. El IVN representa la capacidad fotosintética del canopeo y es comúnmente utilizado como estimador de la Productividad Primaria Neta (Pettorelli *et al.* 2005). Para ello se combinó la grilla de píxeles (250 m x 250 m) con imágenes de Google Earth y se seleccionaron 2-3 píxeles de los sitios de estudio que tuvieran una elevación (m.s.n.m.) similar y la menor proporción posible de elementos diferentes a los bosques objeto de estudio (agua, caminos, bosques en regeneración post-incendio, etc). Acorde a lo esperado, el IVN fue casi un 15 % mayor en los bosques húmedos respecto de los secos, mientras que los bosques apareados presentaron valores similares de IVN (Tabla 4.1). No se utilizaron datos de IVN posteriores a 2010 dado que la erupción del volcán Puyehue-Cordón Caulle afectó el dosel de los bosques en distinta magnitud según la distancia a la cordillera.

Tabla 4.1. Características de los sitios de estudio. Todos los sitios corresponden a bosques maduros templados perennes de coihue, de elevación intermedia, ubicados en el norte de la Patagonia Andina. Los sitios fueron apareados para representar historias contrastantes de pastoreo de herbívoros domésticos a lo largo de un gradiente ambiental regional.

Sitio (par)	Ubicación	Herbívoros	Clima	Canopeo
Lago Espejo – Isla Chacal Huapi (1)	40° 32' 52" S 71° 46' 10" O 840 m.s.n.m.	Sin ganado. Rastros de jabalí y ciervo.	PP: 2800 mm/año TMA: 7.7 °C ETP: 559 mm/año HR: 86 %	CD: 81 % (4,8 %) IVN: 0.82 RFA: 2 %
Lago Espejo - Península (1)	40° 38' 43" S 71° 43' 27" O 850 m.s.n.m.	Presencia de ganado de largo plazo. Rastros de jabalí.	PP: 2300 mm/año	CD: 78 % (4,9 %) IVN: 0.81 RFA: 5 %
Lago Espejo – margen Este (2)	40° 37' 14" S 71° 43' 51" O 866 m.s.n.m.	Sin ganado. Rastros de jabalí.	PP: 2350 mm/año TMA: 7.9 °C ETP: 563 mm/año HR: 80 %	CD: 83 % (4,4 %) IVN: 0.81 RFA: 2 %
Lago Espejo – Cruce Puyehue (2)	40° 41' 32" S 71° 42' 02" O 890 m.s.n.m.	Presencia de ganado de largo plazo.	PP: 2000 mm/año	CD: 77 % (5,9 %) IVN: 0.81 RFA: 20 %
Lago N. Huapi, Quetrichue – Mirador (3)	40° 47' 10" S 71° 39' 42" O 850 m.s.n.m.	Sin ganado por al menos 50 años. Rastros de jabalí.	PP: 1900 mm/año TMA: 8.7 °C ETP: 582 mm/año HR: 76 %	CD: 89 % (3,3 %) IVN: 0.83 RFA: 5 %
Lago N. Huapi, Quetrichue – Estancia/Laguna Patagüa (3)	40° 50' 16" S 71° 36' 43" O 890 m.s.n.m.	Presencia de ganado de largo plazo. Rastros de jabalí.	PP: 1850 mm/año	CD: 83 % (6,1 %) IVN: 0.84 RFA: 19 %
Lago Gutierrez – Playa Muñoz (4)	41° 12' 48" S 71° 26' 07" O 920 m.s.n.m.	Sin ganado por al menos 50 años. Rastros de jabalí.	PP: 1900 mm/año TMA: 8.7 °C ETP: 583 mm/año HR: 65 %	CD: 81 % (3,3 %); RFA: 6 % IVN: 0.74
Lago Mascardi – Arroyo Lloconto (4)	41° 21' 36" S 71° 34' 05" O 820 m.s.n.m.	Presencia de ganado de largo plazo. Rastros de jabalí.	PP: 1500 mm/año	CD: 83 % (2,4 %) IVN: 0.71 RFA: 10 %
Lago Trafal – Isla (5)	40° 35' 36" S 71° 29' 56" O 818 m.s.n.m.	Sin ganado. Rastros de jabalí.	PP: 1600 mm/año TMA: 9.5 °C ETP: 601 mm/año HR: 67 %	CD: 76 % (4,5 %) IVN: 0.75 RFA: 14 %
Lago Trafal – Península (5)	40° 35' 43" S 71° 29' 53" O 814 m.s.n.m.	Presencia de ganado de largo plazo. Rastros de jabalí.	PP: 1600 mm/año	CD: 76 % (7,7 %) IVN: 0.77 RFA: 22 %

Notas: Los datos de precipitación media anual (PP) fueron interpolados de mapas de isohietas locales (Barros *et al.* 1983). La evapotranspiración potencial (ETP) se calculó utilizando el modelo de Thornthwaite (1948). La temperatura media anual (TMA) y la humedad relativa del aire (HR) se registraron a intervalos de 1 hora durante 2 años (2011 y 2012) utilizando sensores instalados en los sitios libres de pastoreo. La cobertura del dosel promedio (CD) y su coeficiente de variación (entre paréntesis) se estimaron mediante fotografías digitales ($N = 9$). El índice de vegetación normalizado (IVN) se obtuvo de datos MODIS/Terra, y representan el promedio de 2-3 píxeles de 250 x 250 m y datos cada 16 días de años 2000 a 2010 (ORNL DAAC, 2008). El ingreso de radiación fotosintéticamente activa al sotobosque (RFA) se registró a 1 m de altura en 4 fechas diferentes mediante un sensor cuántico portátil (3 transectas de 12 m y mediciones cada 2 m) y fue expresado como porcentaje de radiación respecto de la incidente en áreas abiertas ($N = 6$).

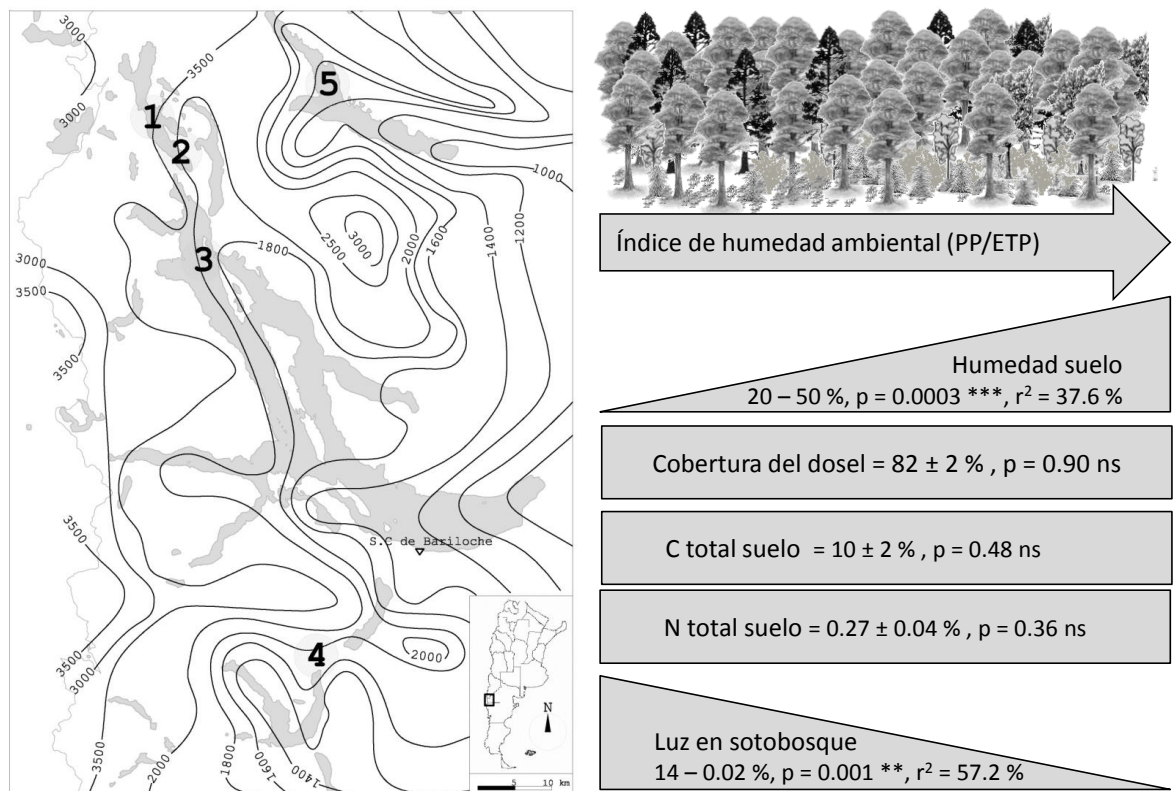


Figura 4.2. Izquierda: Ubicación de los sitios de estudio en el Bosque Andino Patagónico, Parque Nacional Nahuel Huapi, Río Negro - Neuquén. Las áreas en gris marcan los diferentes lagos de la región y en blanco las áreas montañosas. Las líneas negras representan las isohietas Barros *et al.* (1983). Los números indican los bosques de coihue, en orden creciente del índice de humedad, siendo 1 el de menor y 5 el de mayor relación PP/ETP. En cada par se seleccionó un área con y otra sin presencia histórica de ganado bovino. En el margen inferior derecho se muestra la ubicación geográfica, la escala y orientación del plano. Derecha: Caracterización ambiental general de los sitios sin pastoreo a lo largo del gradiente de humedad ambiental. La forma del cuadro de texto indica la tendencia de cada variable. Se presentan los valores promedio (\pm E.E.), los valores p y el coeficiente de determinación de la regresión lineal entre el índice de humedad ambiental (PP/ETP) y cada variable. Las variables de suelo corresponden a mediciones realizadas entre los 0 y 10 cm de profundidad.

4.2.3. Caracterización de la vegetación

La vegetación se clasificó en dos componentes según su grado de cambio ante el pastoreo (Capítulo 1). El componente “estático” estuvo representado por el coihue (*N. dombeyi*), la especie dominante del dosel, cuya altura y tamaño en estos bosques lo ponen fuera del alcance de los ungulados. La vegetación de sotobosque en conjunto constituyó el componente “dinámico” del sistema (Veblen *et al.* 1992). En este último compartimento también se incluyeron las especies sub-dominantes del estrato intermedio del dosel.

En abril de 2010 se realizaron censos de vegetación para evaluar la biomasa relativa de cada uno de los componentes (estático y dinámico) en la capa de hojarasca y la cobertura de las especies del componente dinámico en el sotobosque. En cada sitio se seleccionaron áreas homogéneas de aproximadamente 5 ha, alejadas de los bordes del sitio. La primera transecta de 50 m se inició en un punto al azar y otras dos transectas se ubicaron en la misma dirección que la primera distanciadas a 50-200 m entre sí, dependiendo de la forma y tamaño de los sitios. A lo largo de las mismas se estimó la

cobertura aérea verde por especie (< 3 m altura) proyectada al suelo en 5 marcos de 2 x 2 m ubicados a intervalos de 10 m (15 marcos/sitio). El porcentaje de cobertura de cada especie (incluyendo helechos y musgos) se estimó visualmente por dos observadores. La cobertura total pudo exceder el 100 % debido a la superposición de estratos de vegetación. Todas las plantas vasculares se identificaron hasta especie (o género en algunos casos) siguiendo la nomenclatura de Ezcurra y Brion (2005).

En cada punto de muestreo se cosechó la hojarasca fresca (evitando material muy degradado) en un marco de 0,25 m² (0,50 x 0,50 m). La hojarasca se secó al aire y se almacenó hasta su procesamiento. En el laboratorio, se separaron las hojas de *N. dombeyi* (componente estático) y hojas de otras especies que incluían especies leñosas subordinadas, caña colihue y hierbas; se descartaron otras partes vegetales (como ramas). En el conjunto de hojarasca de cada sitio se registró la lista de especies y el porcentaje de masa seca de cada una. Para determinar el contenido de humedad en la hojarasca se tomaron sub-muestras que se secaron en estufa de 60 °C por 48 hs y se pesaron con balanzas de precisión. Por otro lado, en todos los sitios se recolectaron hojas verdes de las especies del sotobosque (al menos 10 hojas por especie) para caracterizar la dureza de los tejidos foliares (penetrómetro portátil con 3 a 6 muestras por hoja según el tamaño foliar), el tamaño de la hoja (área, cm² el perímetro (imágenes de hojas escaneadas y procesadas con el programa ImageJ, Abràmoff *et al.* 2004) y el peso seco foliar (material secado 48 hs a 60 °C).

4.2.4. Mediciones ambientales

Para el caracterizar las condiciones ambientales de los sitios para la descomposición, se evaluaron características del microambiente de sotobosque y propiedades edáficas. La radiación incidente en el sotobosque se determinó en 4 fechas diferentes (meses 04 y 11-2011, 04-2012 y 03-2013) con un radiómetro (Quantum light meter, Spectrum #3515, $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{seg}$). En cada sitio y fecha se realizaron tres transectas de 12 m en dirección S-N, con diez mediciones (cada dos pasos) a 1 m de altura. Para relativizar el valor de luz en el sotobosque a la luz incidente en el día de cada medición se tomaron seis mediciones en una parcela circular en el área expuesta contigua a cada sitio, antes y después de la medición. La cobertura del dosel superior de coihue se estimó en Marzo de 2013 utilizando fotos digitales (N = 9) que fueron procesadas con CobCal (Ferrari *et al.* 2009).

Las propiedades del suelo se evaluaron tomando 3 sub-muestras en 3 sub-bloques por sitio (N= 9), con cilindros de acero de 10 cm altura (el diámetro varió entre 4-6 cm según la fecha de medición). La densidad aparente se determinó en Abril 2012 como la relación entre el peso seco de la muestra (100 °C por 48 hs) y el volumen del cilindro (196 cm³). Para la determinación de la concentración de C total (combustión seca, analizador LECO-CR12) y N total (Kjeldahl semi-micro) en el suelo superficial se utilizaron 2 sub-muestras de los 3 sub-bloques (N= 6) de cada sitio, previamente molidas y secadas a 60 °C por 48. Las cantidades (stock) de C y N total en el suelo superficial se estimaron multiplicando dichas concentraciones por la masa del suelo calculada a partir de la densidad aparente. La humedad gravimétrica se determinó en cinco fechas diferentes (meses 12-2010; 04 y 11-2011, 04-2012 y 03-2013). Una alícuota de cada muestra se pesó en húmedo inmediatamente luego de colectadas y se secó a 100 °C por 48 hs para determinar el peso en seco. Además, en las mismas cinco fechas se registró la temperatura del suelo con un termómetro digital a ~ 3 cm de profundidad (3 mediciones en 3 sub-bloques por fecha).

Por último, se evaluaron la actividad biológica potencial y la biomasa microbiana del suelo en condiciones de laboratorio. En ambos casos las determinaciones se realizaron en 2 muestras de suelo tomadas en 3 sub-bloques por sitio. Las muestras se mantuvieron bien refrigeradas en el transporte y se procesaron al arribar al laboratorio. La determinación de la respiración potencial se realizó para muestras tomadas en Noviembre de 2011. Las muestras se tamizaron para retirar raíces y artrópodos, se colocaron en una maceta con voile para evitar pérdidas, se humedecieron hasta capacidad de campo, se cubrieron con papel aluminio y se incubaron a 25 °C por 48 horas. Las mediciones de respiración se realizaron por bloque mediante la emisión de CO₂ con un analizador de gases infrarrojo Li-Cor. La determinación de la biomasa microbiana se realizó en muestras tomadas en abril de 2012 mediante el método de fumigación-extracción (González-Polo y Austin, 2009).

4.2.5. Experimentos de descomposición

El estudio del efecto del pastoreo sobre la descomposición comprendió tres experimentos, cuyos fundamentos e hipótesis fueron detallados en el Capítulo 1 de la presente tesis:

Experimento 1: Efectos del pastoreo mediados por la calidad de broza: Se colocaron a descomponer en un jardín con ambiente común (*ex situ*) mezclas confeccionadas con la hojarasca del componente dinámico, cuya composición y abundancia relativa de especies variaba según la humedad del hábitat de origen y la condición (con vs. sin) de pastoreo (Tabla 4.2). También se incluyó por separado la hojarasca del componente estático (hojas de *N. dombeyi*) correspondiente a las distintas condiciones de humedad de hábitat como marco de referencia.

Experimento 2: Efectos del pastoreo mediados por las condiciones del ambiente: Se utilizaron dos tipos de sustratos comunes incubados en ambientes con y sin pastoreo, que incluían al componente estático local de cada sitio (par) y *Festuca arundinacea*.

Experimento 3: Efectos del pastoreo mediado por la calidad de broza y las condiciones del ambiente: Bajo un diseño de trasplantes recíprocos de hojarasca, se incubó la broza de los componentes dinámicos generados por la vegetación local pastoreada y no pastoreada, en los ambientes con y sin presencia histórica de ganado, para los cinco pares de bosques estudiados (diseño: 2 ambientes x 2 orígenes x 5 posiciones en el gradiente de humedad regional). El trasplante recíproco se realizó con la hojarasca entre los sitios del par en cada posición del gradiente de humedad (no se cruzaron a lo largo del gradiente).

En los tres experimentos, las bolsas de descomposición (15 cm x 20 cm) se elaboraron con malla de fibra de vidrio de 2 mm de poro. Todas las muestras contenían inicialmente 3 g de broza secada al aire. La broza de los componentes locales fue recolectada del suelo en los censos detallados en la sección 4.2.3, se dejó secar y se clasificó por especie para la confección de las mezclas de los distintos componentes. Para la elaboración del sustrato estático, las hojas de coihue recolectadas de sitios apareados con y sin pastoreo fueron mezcladas en relación 1:1, conservando la posición de origen a lo largo del gradiente de humedad regional. Para el componente dinámico se elaboraron mezclas de broza con las especies y las proporciones relativas de las mismas según los datos relevados en los censos de la hojarasca de cada sitio pastoreado y no pastoreado (Tabla 4.2). Las especies cuya proporción (en peso) fue menor al 1 % se mezclaron y se incorporó una alícuota correspondiente a su masa relativa total en cada bolsa de descomposición. Las bolsas con las distintas mezclas de broza fueron

distribuidas al azar dentro de cada bloque o sub-bloque (según el experimento) y se fijaron sobre la superficie del suelo.

El experimento 1 se realizó en el área experimental de IFEVA-FAUBA/CONICET en la ciudad de Buenos Aires, bajo condiciones naturales. Los diferentes sustratos se replicaron en 5 bloques considerando 3 fechas de extracción: 2, 6 y 12 meses desde el inicio del experimento en diciembre de 2011. En el Capítulo 2 se presenta la descripción detallada del experimento. Los experimentos 2 y 3 fueron establecidos en Diciembre de 2010 (Tabla 4.1, Figura 4.1). En cada sitio ($N = 10$) se formaron tres grupos de 12 bolsas (sub-bloques) que incluyeron los 4 sustratos diferentes y 3 sub-réplicas de cada uno, considerando tres fechas de recolección (4, 16 y 28 meses) para caracterizar la dinámica de la descomposición (Harmon *et al.* 1999). Los tres sub-bloques se colocaron a una distancia entre 100 y 300 m entre sí, según las características particulares de cada sitio. Cada sub-bloque se protegió con una malla de alambre hexagonal sujeta al suelo con estacas para evitar el daño por animales.

Para caracterizar la calidad química inicial de los sustratos de las diferentes mezclas de broza se utilizaron como referencia 5 réplicas de cada uno, las cuales fueron transportadas a los sitios de estudio junto con el resto de las bolsas, pero fueron retiradas ese mismo día y llevadas de vuelta al laboratorio para análisis. Este procedimiento permite incorporar posibles pérdidas por el manipuleo de las bolsas. En dichas muestras se determinó el contenido de humedad, cenizas (Robertson *et al.* 1999), C y N (por combustión seca con analizador LECO-CR12 y el método Kjeldahl semi-micro, respectivamente). Las muestras recolectadas en el resto de las fechas, se limpiaron cuidadosamente y se secaron durante 48 hs a 60 °C para determinar el peso seco remanente y el contenido de cenizas de cada sustrato. En las muestras de la última fecha se determinó la concentración de N total (método Kjeldahl semi-micro) en el material remanente para determinar la retención o liberación de N durante la descomposición.

Entre junio y septiembre de 2011 ocurrió la erupción masiva del complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle, localizado del lado Chileno de la divisoria continental a la latitud del Paso Internacional Cardenal Samoré (Gaitán *et al.* 2011). La emisión de cenizas volcánicas fue de tal magnitud que afectó a los cuatro pares de sitios de estudio ubicados en el norte del PNNH en las zonas de Lago Espejo, Península Quetrihué y Lago Traful (ver Tabla 4.1). Por lo tanto, los experimentos de descomposición, que ya habían sido instalados, se desarrollaron mayormente bajo las condiciones generadas por este evento. Sólo la primera fecha de recolección de bolsas (abril 2011) ocurrió antes de la erupción. En cada sitio, se caracterizó el espesor de la capa de cenizas hasta el suelo orgánico; el espesor estuvo correlacionado positivamente con el índice de humedad, pero no hubo diferencias significativas entre sitios con y sin pastoreo (Tabla 4.6). En noviembre de 2011, se localizaron los sub-bloques tapados por las cenizas y se removió la capa de cenizas que tapaba las bolsas con el fin de restablecer las condiciones micro-climáticas al nivel de las bolsitas de descomposición.

En un estudio realizado en dos de los sitios experimentales (Piazza *et al.* en preparación) se observó que la masa remanente de la hojarasca de *N. dombeyi* luego de un año en descomposición a campo fue equivalente si se encontraba debajo de la capa de cenizas (enterrado) o si las cenizas sobre el suelo habían sido removidas al inicio del experimento. Esta última posición imitó la condición en la que ocurrió el experimento de descomposición correspondiente a este Capítulo en la mayor parte del tiempo. Por otro lado, la pérdida de masa fue menor en los microambientes sobre la capa de cenizas que sobre el suelo, en ambas condiciones de pastoreo. Dicha diferencia entre

microambientes fue mayor en el sitio de mayor humedad y con una capa profunda de cenizas gruesas (Quetrichue) que en el sitio seco con una capa delgada de cenizas finas (Trafal). Es posible que dicho evento haya confundido en alguna medida las diferencias entre sitios húmedos y secos. No obstante, la ausencia de condiciones control adecuadas hace difícil realizar conjeturas al respecto.

4.2.6. Análisis de datos

Los datos univariados se analizaron con modelos lineales de efectos mixtos (lme) con el programa R (versión 2.13.0, paquete nlme, función lme) (Pinheiro 2011; R Development Core Team 2011). Los efectos de la condición de pastoreo (dos niveles: presencia vs. ausencia) y del índice de humedad de los sitios (IH para 5 pares de sitios) se evaluaron en un modelo con ordenada al origen aleatoria, donde el pastoreo (P) y el índice de humedad (HI) representaron un predictor fijo discreto y un predictor continuo, respectivamente. Una estructura anidada de efectos aleatorios se definió para incluir el efecto apareado de los sitios a lo largo del gradiente de humedad, donde los sub-bloques de bolsitas (o transectas, para los censos de vegetación) fueron anidados dentro de los sitios (Pinheiro y Bates 2000). Cuando fue necesario se incluyó la fecha de medición dentro del anidamiento (e.g. humedad edáfica). Los efectos fijos se evaluaron con una prueba F con grados de libertad considerando el anidamiento [$\text{denDF}_i = G_i - (G_{i-1} + \text{DF}_i)$], donde i es el nivel en el cual el término es estimado, G_i es el número total de grupos al nivel i y DF es la suma de grados de libertad correspondiente a los términos estimados en el nivel i] (Pinheiro y Bates 2000). En las variables donde se observó heterogeneidad de varianza, se aplicó una estructura de varianza constante al modelo utilizando la función ‘varIdent’ (Pinheiro y Bates 2000).

Para caracterizar el gradiente ambiental que abarcaron los sitios de estudio, se integraron variables del ambiente y la vegetación en un análisis de componentes principales (Apéndice 3, Figura A3.1). Para cada sitio ($N=10$) se incluyó el promedio de 21 variables, a excepción de aquellas relacionadas con el índice de humedad utilizado para ordenar los sitios en el estudio (e.g. precipitación, temperatura y humedad del aire). Posteriormente se realizó un análisis de regresión lineal entre el índice de humedad (IH) y el valor de cada sitio en los ejes 1 y 2 del análisis de componentes principales, separando por sitios con y sin pastoreo.

Para el estudio de los efectos del pastoreo sobre la vegetación (Piazza *et al.* 2016), se clasificó las especies por formas de vida incluyendo árboles, arbustos y hierbas, estas últimas incluían monocotiledóneas, dicotiledóneas y helechos; la caña colihue (*C. culeou*) fue considerada aparte (Ezcurra y Brion 2005). Se realizó un análisis de componentes principales (CP) con el software INFOSTAT (Di Rienzo *et al.* 2011), para clasificar las especies leñosas según sus rasgos foliares (área, peso seco, dureza, presencia de espinas, hábito de crecimiento, área/peso seco, perímetro/área) (Apéndice 3, Figura A3.2). Las hierbas y la caña colihue fueron excluidas de este análisis. Se seleccionaron cuatro grupos de la combinación entre los dos ejes principales (CP1, 38 % y CP2, 20 %), donde el CP1 principalmente se ordenaba por el área foliar (valor autovector: 0,56) y el CP2 por la dureza de las hojas y la presencia de espinas (autovectores 0,62 y 0,54 respectivamente). Por lo tanto los grupos seleccionados se caracterizaban por especies leñosas con hojas: pequeñas y duras y/o espinosas (grupo 1), pequeñas y blandas (grupo 2), grandes y duras y/o espinosas (grupo 3) y grandes y blandas (grupo 4). Para estimar la composición funcional (Díaz y Cabido 2001; Mason 2010), se sumó la cobertura promedio de las especies de cada grupo relevadas en cada transecta del censo. Para la evaluación del efecto del pastoreo y el índice ambiental, los

grupos se agregaron por la dureza de las hojas (duras o blandas), variable asociada a la palatabilidad por parte del ganado (Bryant *et al.* 1983; Díaz *et al.* 2006).

Para examinar los patrones de la composición de especies del sotobosque se realizó un escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) utilizando la abundancia relativa de las especies (total = 61 spp; Piazza *et al.* 2016). Dicho análisis se realizó a escala de transecta para considerar las variaciones florísticas intra e inter sitios (total = 30 transectas). El análisis tridimensional se definió seleccionando la función de menor estrés con el paquete “vegan” de R (Oksanen *et al.* 2011). Para evaluar las diferencias observadas en la composición de especies, se evaluaron los valores en las dos primeras dimensiones del escalamiento en función de los efectos fijos del pastoreo, el IH de cada sitio y la interacción de ambos, considerando el diseño anidado (sitio/transecta) con modelos mixtos jerarquizados (paquete nlme, R). Las diferencias florísticas entre pares de bosques (con y sin pastoreo) fueron evaluadas cuantitativamente con la distancia de Bray-Curtis. Específicamente esperábamos observar una interacción significativa entre la historia de pastoreo y la humedad ambiental, y que los efectos del pastoreo sobre la composición florística se incrementaran con la humedad del hábitat (e.g. Lezama *et al.* 2014).

La diversidad de especies en el sotobosque se evaluó mediante la riqueza (S, número de especies), diversidad efectiva de Shannon ($e^{H'}$, donde H' es el índice de diversidad de Shannon-Weiner), que representa el número de especies comunes, y mediante la equitatividad de especies ($E = e^{H'} / S$) que muestra cómo se distribuye la cobertura entre las especies (Hill 1973; Magurran 1988). Estos índices se evaluaron mediante el promedio de especies y su cobertura relativa en los cinco cuadrados de cada transecta; dichos datos se evaluaron con los modelos mixtos descriptos anteriormente. Era esperable que el pastoreo incremente la diversidad local de especies, especialmente en los bosques más húmedos (Proulx y Mazumder 1998; Hillebrand *et al.* 2007). Otras evaluaciones realizadas sobre la diversidad del sotobosque se encuentran detalladas en Piazza *et al.* (2016). La diversidad en la broza fue evaluada de manera similar pero con la lista de especies y su abundancia agrupada para cada sitio (N = 5 pares), por lo que no se realizó la evaluación del efecto de índice de humedad en la diversidad de broza.

Las tasas de descomposición se calcularon a partir de la pendiente (k , año⁻¹) de la función exponencial de la masa relativa de materia orgánica (x_f/x_0) de cada fecha en el tiempo (t , años) en cada una de las muestras ($\ln(x_f/x_0) = k \cdot t$; Olson, 1963). El nitrógeno liberado de la hojarasca en descomposición se estimó a partir de la cantidad de N al final del experimento relativo a la cantidad inicial de N ($N_{rem} = 100 - [100 * (N_f * x_f)] / (N_0 * x_0)$), siendo N la concentración de nitrógeno y x el peso seco de materia orgánica en la hojarasca al final (x_f) y al inicio (x_0) del experimento (Parton *et al.* 2007).

También se utilizaron modelos mixtos para evaluar variables indicadoras de la calidad de la broza de los componentes dinámicos como predictoras de la tasa de descomposición y la liberación de N en la broza. Se construyó un modelo por cada variable predictora (efecto fijo) junto con la estructura anidada del origen del sustrato como componente aleatorio. Para evaluar la bondad de ajuste de los modelos se calcularon los valores de pseudo- r^2 marginal y condicional para modelos lineales mixtos (Nakagawa y Schielzeth 2013) mediante la función “sem.model.fits” del paquete de R “piecewiseSEM” (v. 1.0.0; Lefcheck 2015).

Tabla 4.2. Composición sustratos de broza de componentes dinámicos con y sin la influencia del pastoreo doméstico en bosques de *N. dombeyi* en el Norte de la Patagonia, ordenados por el índice de humedad del hábitat (IH = PP/ETP).

Nombre científico	Sin Pastoreo					Con pastoreo				
	2,67	2,92	3,22	3,86	4,56	2,67	2,92	3,22	3,86	4,56
<i>Chusquea coleou</i>	0,01	0,17	0,06	0,50	0,52	0,01	0,01		0,35	0,44
<i>Lomatia hirsuta</i>	0,70	0,37	0,16	0,10	0,17	0,70	0,91	0,05		0,46
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>			0,06	0,00	0,17			0,10		
<i>Pseudopanax laetevirens</i>	0,01	0,01	0,21	0,12	0,07					0,00
<i>Maytenus magellanica</i>				0,01	0,03					
<i>No identificada</i>	0,01	0,01		0,01	0,01	0,01		0,01	0,04	
<i>Schinus patagonica</i>	0,01	0,01	0,04	0,00	0,01	0,01	0,01	0,04	0,03	
<i>Gaultheria sp.</i>	0,01			0,00	0,01	0,01				0,00
<i>Weinmannia trichosperma</i>				0,00	0,01					
<i>Luma apiculata</i>	0,01		0,02		0,01	0,04		0,46		0,04
<i>Maytenus chubutensis</i>	0,01	0,01			0,01	0,01			0,03	
<i>Berberis darwinii</i>		0,01			0,01	0,14	0,01	0,25	0,39	0,04
<i>Aristotelia chilensis</i>	0,05	0,37	0,30	0,07		0,01	0,01	0,01		0,00
<i>Desfontainia spinosa</i>				0,05						
<i>Caldcluvia paniculata</i>				0,04						
<i>Escalonia rubra</i>				0,03						
<i>Lomatia ferruginea</i>				0,02						
<i>Austrocedrus chilensis</i>	0,01	0,01	0,02	0,00		0,01		0,01		0,00
<i>Berberis buxifolia</i>				0,00				0,01		
<i>Maytenus boaria</i>				0,00			0,01			
<i>Mutisia spinosa</i>			0,06				0,01			
<i>Ribes magellanicum</i>		0,01	0,04							
<i>Cynanchum sp.</i>	0,01		0,02			0,01				
<i>Osmorhiza chilensis</i>	0,01		0,02			0,01	0,01	0,01	0,03	0,00
<i>Mutisia decurrens</i>	0,04	0,01								
<i>Alstroemeria aurea</i>	0,01	0,01						0,01		
<i>Rumohra adiantiformis</i>	0,04					0,05				
<i>Pasto no identificado</i>	0,02							0,01		
<i>Adenocaulon chilense</i>							0,01		0,07	0,00
<i>Berberis linealifolia</i>									0,00	0,00
<i>Blechnum penna-marina</i>							0,01		0,04	
<i>Nothofagus antarctica</i>							0,01		0,03	
Índices de diversidad										
Riqueza (S)	16	12	12	17	12	13	11	12	10	11
Diversidad efectiva (exp H')	3,95	4,41	7,72	5,50	4,14	3,05	1,66	4,88	4,93	2,88
Equitatividad (expH'/S)	0,25	0,37	0,64	0,32	0,34	0,23	0,15	0,41	0,49	0,26
Dominancia (Simpson)	0,50	0,30	0,17	0,29	0,34	0,51	0,83	0,29	0,28	0,42

Nota: Los números para cada especie representan la masa relativa relevada en la hojarasca de cada sitio y condición de pastoreo. Las barras grises y negras marcan la magnitud de dicha masa dentro de cada sitio.

4.2.7. Estimación de la descomposición ponderada al conjunto de hojarasca

Para estimar las funciones de descomposición y liberación de N a escala de la comunidad completa de hojarasca (Turner *et al.* 1989; Poca *et al.* 2015), incluyendo los dos tipos de hojarasca producida en cada bosque (componente estático y dinámico), se combinó la información de los experimentos de descomposición con la de los censos de hojarasca. La tasa de descomposición y la liberación final de N promedio de la broza de los componentes estáticos y dinámicos registrada en los experimentos 2 y 3 para cada condición de pastoreo y hábitat (3 sub-réplicas por sitio) se multiplicaron aritméticamente por la proporción promedio por sitio de cada componente en los censos de hojarasca. El funcionamiento de ambos componentes (estático y dinámico) ponderados por su biomasa se sumaron para estimar la tasa de descomposición y dinámica de N ponderados para la comunidad completa (kP y NlibP respectivamente). Este análisis permitió evaluar la importancia relativa de los efectos del pastoreo una vez que se tiene en cuenta la propia tasa de descomposición y liberación de N de la especie dominante del bosque (componente estático). En este ejercicio no se utilizaron los datos de k y % N de las bolsitas incubadas fuera de su lugar de origen, como en el trasplante recíproco o el jardín común. Los datos fueron analizados con modelos lineales mixtos según la descripción anterior.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Caracterización del gradiente ambiental

El análisis de componentes principales (CP) mostró que el índice de humedad (PP/ETP) es un adecuado integrador de la variabilidad ambiental y la estructura de la vegetación a lo largo del gradiente estudiado. El eje 1 (CP 1) explicó un 34 % de las diferencias entre los sitios y el eje 2 (CP2) el 23 % (Apéndice 3, Figura A3.1). Los sitios se agruparon según su condición de pastoreo especialmente en el eje 1 (CP1) y su humedad ambiental en el eje 1 y 2 según la condición de pastoreo (Figura A3.1 c). El índice de humedad (PP/ETP) varió en forma directa con el CP1 para los sitios sin pastoreo (Figura A3.1 b) y en forma inversa con el CP2 para los sitios pastoreados (Figura A3.1 d).

4.3.2. Efectos del pastoreo sobre la vegetación

Las variables utilizadas para caracterizar la estructura de la vegetación del sotobosque no reflejaron una interacción significativa entre el pastoreo y el gradiente de humedad (Apéndice 3, Tabla A3.1). La cobertura de los sotobosques con pastoreo estuvo concentrada en un número reducido de especies; los sitios pastoreados presentaron un 30% menos de equitatividad que los sitios libres de ganado (Apéndice 3, Tabla A3.1a). En cambio, no se observaron efectos consistentes del pastoreo doméstico en la riqueza y diversidad efectiva del bosque (Apéndice 3, Tabla A3.1 a). En dos sitios el pastoreo incrementó la riqueza en unas 5 especies/transecta, respecto de los sitios sin pastoreo (prueba t-Student = 2,9 y 4,1, con $gl = 4$, ambos $p < 0,05$), mientras que el resto de los sitios no difirieron en riqueza de especies ($t = 0,89-2,01$, $gl = 4$, $p > 0,1$). El pastoreo redujo drásticamente la cobertura de leñosas de hojas blandas (74 %) y aumentó la cobertura relativa de hierbas a través de todo el gradiente de humedad estudiado (Apéndice 3, Tabla A3.1 b). Se observaron importantes diferencias florísticas

entre los sitios con y sin pastoreo (distancia Bray-Curtis de composición relativa de especies = 67–100 %). El escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) mostró que la composición de especies varió a lo largo del gradiente de humedad (lme, NMDS-1: $F_{1,6} = 9,63$, $p = 0,021$; NMDS-2: $F_{1,6} = 5,56$, $p = 0,056$). Además, las diferencias en la composición de especies entre los sitios con y sin pastoreo, que estuvieron reflejadas en el primer eje (NMDS-1: lme, $F_{1,6} = 17,32$, $p = 0,006$), tendieron a incrementarse con la humedad del hábitat. Dicho patrón se observó por la interacción significativa Pastoreo x IH para los valores de las muestras en el eje 1 del NMDS ($F_{1,6} = 7,99$, $p = 0,03$).

No se observaron cambios debidos al pastoreo en la biomasa total de hojarasca, que tendió a disminuir con la humedad ambiental (Apéndice 3, Tabla A3.1c). La biomasa de coihue en la hojarasca (componente estático) tampoco se vio modificada por la condición de pastoreo o la humedad ambiental (Apéndice 3, Tabla A3.1c). Sin embargo, el pastoreo disminuyó un 56 % la contribución proporcional a la hojarasca depositada en el suelo de las especies subordinadas (componente dinámico; Apéndice 3, Tabla A3.1c). Como resultante, la equitatividad de especies en la hojarasca de los sitios con pastoreo fue un 32 % menor que en los sitios sin pastoreo (Tabla 4.3 a). Esta reducción en la equitatividad se debió a una menor diversidad efectiva en la hojarasca (e^H), que fue un 42 % menor en los sitios con pastoreo, y no se debió a cambios en la riqueza de especies presentes en la hojarasca (Tabla 4.3 a). Las diferencias en la diversidad de hojarasca desaparecen al excluir a *N. dombeyi* del análisis (Tabla 4.3 b), indicando que el principal cambio que produjeron los herbívoros en la composición de la hojarasca fue el incremento en la dominancia de coihue por la pérdida de especies subordinadas del sotobosque.

La dureza foliar de la hojarasca producida por el componente dinámico de la comunidad fue entre un 24 y 84 % mayor en los sitios bajo pastoreo que en los sitios sin pastoreo (Tabla 4.3 a). El pastoreo no modificó otros caracteres funcionales en la broza como el área, perímetro y peso seco de las hojas (Tabla 4.3 a). La mayor dureza foliar en la hojarasca bajo pastoreo se mantuvo incluso considerando al coihue en la mezcla, aunque con menor magnitud (Tabla 4.3 b). Al desglosar las especies presentes en la hojarasca por sus valores de dureza (Apéndice 3, Figura A3.3) se observó que el pastoreo generó un importante incremento en la proporción de especies de arbustos de hojas duras ($F_{1,4} = 11,05$, $p = 0,0293$) y una reducción paralela en las especies de hojas blandas ($F_{1,4} = 15,76$, $p = 0,0165$). Estos cambios en la dureza foliar de la broza fueron más evidentes en los sitios de humedad intermedia (Figura A3.3). Las especies de hojas duras más frecuentes y que mostraron los mayores incrementos en la broza con la condición de pastoreo fueron *Berberis darwinii*, *Lomatia hirsuta*, *Luma apiculata* y *Maytenus chubutensis*. Las especies de hojas blandas que redujeron su contribución a la broza fueron *Aristotelia chilensis*, *Chusquea culeou* y *Pseudopanax laetevirens*.

Tabla 4.3. Efectos del pastoreo (medias \pm E. E.) en la composición y características funcionales de la broza.

Variable	Sin Pastoreo	Con Pastoreo	Anova (Pastoreo)
a) Características foliares broza componentes estáticos (coihue) + dinámicos			
Riqueza de especies (S)	15,0 \pm 1,26	12,6 \pm 0,60	$F_{1,6} = 2,94$; $p = 0,13$
Diversidad (e^H)	4,12 \pm 0,44	2,32 \pm 0,13	$F_{1,6} = 15,56$; $p = 0,0043$
Equitatividad (e^H/S)	0,27 \pm 0,02	0,19 \pm 0,02	$F_{1,6} = 11,47$; $p = 0,0095$
Área (cm ²)	1,11 \pm 0,22	1,02 \pm 0,36	$F_{1,4} = 0,07$; $p = 0,81$
[Perímetro/ $\sqrt{\text{área}}$]	0,49 \pm 0,03	0,53 \pm 0,03	$F_{1,4} = 1,51$; $p = 0,29$
Perímetro (cm)	1,57 \pm 0,08	1,34 \pm 0,19	$F_{1,4} = 1,25$; $p = 0,33$
Peso seco (g)	0,68 \pm 0,17	0,79 \pm 0,25	$F_{1,4} = 0,21$; $p = 0,67$
Dureza (g/cm ²)	15,42 \pm 0,83	20,28 \pm 0,96	$F_{1,4} = 14,57$; $p = 0,019$
b) Características foliares hojarasca componentes dinámicos (sin coihue)			
Riqueza de especies (S)	14,0 \pm 1,26	11,6 \pm 0,60	$F_{1,6} = 2,94$; $p = 0,13$
Diversidad (e^H)	5,18 \pm 0,7	3,54 \pm 0,66	$F_{1,6} = 2,91$; $p = 0,13$
Equitatividad (e^H/S)	0,38 \pm 0,07	0,31 \pm 0,06	$F_{1,6} = 0,70$; $p = 0,43$
Área (cm ²)	2,33 \pm 0,41	3,0 \pm 1,08	$F_{1,4} = 0,64$; $p = 0,47$
[Perímetro/ $\sqrt{\text{área}}$]	0,61 \pm 0,04	0,63 \pm 0,07	$F_{1,4} = 0,02$; $p = 0,90$
Perímetro (cm)	2,80 \pm 0,18	2,74 \pm 0,52	$F_{1,4} = 0,01$; $p = 0,93$
Peso seco (g)	1,24 \pm 0,32	1,97 \pm 0,75	$F_{1,4} = 1,84$; $p = 0,25$
Dureza (g/cm ²)	15,53 \pm 0,95	24,57 \pm 1,69	$F_{1,4} = 30,06$; $p = 0,0054$

Nota: Los caracteres foliares de cada especie fueron ponderados por la abundancia relativa en la hojarasca. Solo se pudo evaluar el efecto del pastoreo porque las determinaciones no tuvieron repeticiones en cada nivel del gradiente de humedad.

4.3.3. Experimento 1: Efectos del pastoreo mediados por la calidad de broza

La presencia del ganado afectó significativamente la calidad química de la hojarasca producida por el componente dinámico de la comunidad vegetal del bosque. Las mezclas de hojarasca originadas bajo pastoreo presentaron, en promedio, una relación C:N más alta (17 %) que las mezclas originadas en ausencia de pastoreo (Tabla 4.4 a). El C total en la broza dinámica se redujo hacia el extremo húmedo del gradiente, tanto en sitios con y sin pastoreo doméstico. El contenido de C total en la broza dinámica fue levemente (3 %) mayor en los sitios pastoreados que en los no pastoreados (Tabla 4.4 a), mientras que la concentración de N en la broza mostró un comportamiento errático afectado por la interacción pastoreo \times humedad del hábitat (Tabla 4.4 a). Por su parte, el sustrato estático (coihue) presentó una concentración de C estable a lo largo del gradiente de humedad (Tabla 4.4 b), mientras que el N foliar disminuyó y la relación C:N aumentó hacia los sitios más húmedos (28 y 22 % de diferencia promedio entre sitio más seco y más húmedo, respectivamente).

El efecto del pastoreo sobre la calidad de la broza del componente dinámico de la vegetación se reflejó en la tasa de descomposición y reciclado de N en el jardín común (Figura 4.3). La tasa de descomposición del componente dinámico de los sitios pastoreados fue 14-53 % más lenta que la de los sitios libres de pastoreo (Figura 4.3 a; $F_{1,42} = 96,81$; $p < 0,0001$). Este efecto fue más pronunciado para la broza producida en los bosques de humedad intermedia, donde se observaron las tasas de descomposición más rápidas para la broza de sitios sin pastoreo (P \times IH: $F_{1,42} = 13,05$, $p = 0,0008$). El pastoreo redujo hasta 1,5 veces el N liberado de la hojarasca en descomposición, si se lo compara con la hojarasca de los sitios sin pastoreo ($F_{1,42} = 42,92$; $p < 0,0001$). Este efecto fue especialmente fuerte en los bosques más secos del gradiente estudiado (P \times IH: $F_{1,42} = 7,04$; $p = 0,011$; Fig. 4.3 b). Cualitativamente, se observó que los sustratos

dinámicos de sitios pastoreados retuvieron N, mientras que la broza de los sitios sin pastoreo liberó N en forma neta.

La desaceleración en la descomposición y el reciclado de N que generó el pastoreo en la vegetación dinámica se asociaron a variables indicadoras de la calidad de la broza (Tabla 4.5). La variación en la tasa de descomposición fue explicada especialmente por la dureza de las hojas en las mezclas de hojarasca (Tabla 4.5 d). No hubo efectos de la concentración de N y la relación C:N en la tasa de descomposición (Tabla 4.5 b, c). En cambio, la liberación de N en la broza en descomposición se asoció al contenido de N y la relación C:N inicial en la misma (Tabla 4.5 b, c), aunque la dureza de las hojas fue la que mayor variación explicó (Tabla 4.5 d). En general la dureza de las hojas en la mezcla de broza (Tabla 4.5 d) explicó mejor la variación (pseudo- r^2 marginal) de la tasa de descomposición y del N liberado, que la historia de pastoreo del sitio de origen (Tabla 4.5 a).

La tasa de descomposición (k) de la broza del componente estático (coihue) en el jardín común no varió según la humedad del hábitat de origen (promedio $0,8 \pm 0,1$ año⁻¹; IH: $F_{1,19} = 1,72$; $p = 0,21$). El componente estático presentó valores de k similares a los de la hojarasca del componente dinámico de los sitios pastoreados. La liberación de N en la broza del componente estático se redujo de 40 ± 14 % en los sitios más secos, a -16 ± 8 % en los sitios húmedos, pasando de liberación a retención neta (IH: $F_{1,18} = 23,14$; $p = 0,0001$). Dicho patrón se relacionó inversamente con el observado para la concentración de N en la broza fresca, que incorporada al modelo como variable predictora explicó en parte la variabilidad del N liberado de la broza de coihue en el jardín común (% N inicial: $F_{1,17} = 20,74$; $p = 0,0003$; IH: $F_{1,3} = 1,37$; $p = 0,33$; % N x IH: $F_{1,17} = 0,14$; $p = 0,71$).

Tabla 4.4. Calidad de los sustratos elaborados con la hojarasca de componentes estáticos y dinámicos utilizados en los experimentos de descomposición.

Sustrato	Pastoreo	IH				
Variable		2,67	2,92	3,22	3,86	4,56
a) Componente dinámico						
C total (%)						
	Sin P	48,18 ± 0,2	44,89 ± 0,18	45,26 ± 0,19	40,59 ± 0,28	39,47 ± 0,34
	Con P	48,48 ± 0,21	48,42 ± 0,25	43,08 ± 0,15	41,71 ± 0,62	43,36 ± 0,17
	Anova	P: F ₁ = 7,67; p = 0,008 ; IH: F ₁ = 115,4; p < 0,0001 ; PxIH: F ₁ = 3,78; p = 0,058				
N total (%)						
	Sin P	0,45 ± 0,02	0,7 ± 0,03	0,63 ± 0,02	0,48 ± 0,01	0,48 ± 0,03
	Con P	0,58 ± 0,04	0,34 ± 0,01	0,66 ± 0,03	0,38 ± 0,02	0,79 ± 0,06
	Anova	P: F ₁ = 1,00; p = 0,32; IH: F ₁ <0,01; p = 0,98; PxIH: F ₁ = 7,24; p = 0,0099				
C:N						
	Sin P	109,3 ± 5,8	64,6 ± 2,8	72,5 ± 2,2	84,1 ± 0,9	83,2 ± 6,1
	Con P	85,8 ± 5,9	140,8 ± 4,0	66,3 ± 3,2	110,4 ± 3,7	56,2 ± 4,0
	Anova	P: F ₁ = 5,33; p = 0,025 ; IH: F ₁ = 1,74; p = 0,19; PxIH: F ₁ = 2,78; p = 0,10				
b) Componente estático (coihue)						
C total (%)						
	Sin P + Con P	50,27 ± 0,12	50,8 ± 0,23	50,53 ± 0,18	49,91 ± 0,19	50,24 ± 0,22
	Anova	IH: F ₁ = 2,46; p = 0,13				
N total (%)						
	Sin P + Con P	0,69 ± 0,02	0,7 ± 0,02	0,7 ± 0,02	0,53 ± 0,03	0,54 ± 0,02
	Anova	IH: F ₁ = 36,91; p = 0,003				
C:N						
	Sin P + Con P	72,69 ± 1,76	73,11 ± 1,77	72,94 ± 2,42	95,77 ± 5,17	92,78 ± 2,62
	Anova	IH: F ₁ = 32,02; p = 0,009				

Nota: Se presenta la media ± E.E. de las distintas variables para cada bloque, ordenado por condición de pastoreo (P) en filas y el índice de humedad (IH) en columnas. Para los sustratos de broza de los componentes dinámicos se muestra el resultado para los efectos fijos del pastoreo (P), el gradiente de humedad (IH) y su interacción. Para los sustratos de broza del componente estático se evaluó solo el efecto del gradiente de humedad (IH).

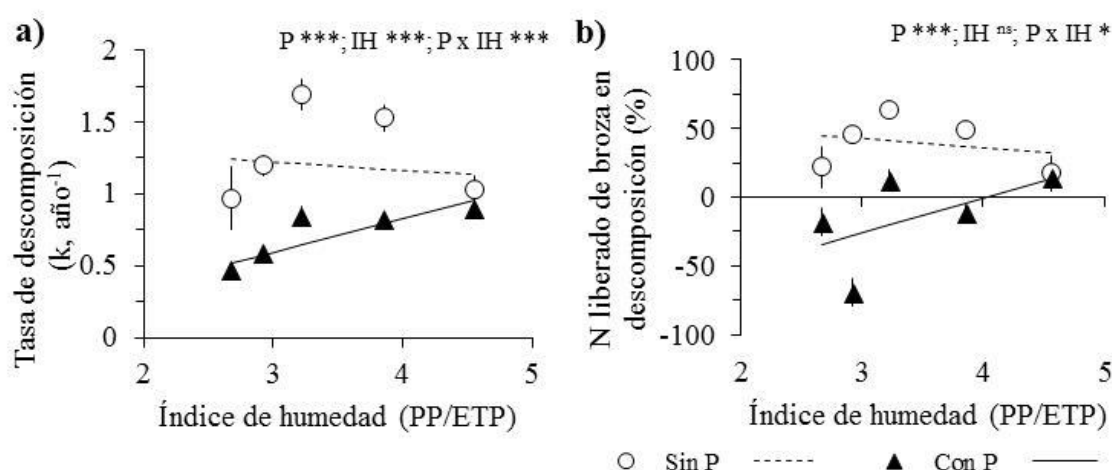


Figura 4.3. Efecto del pastoreo mediado por la calidad de broza de los componentes dinámicos sobre (a) la tasa de descomposición (k , año⁻¹) y (b) el N liberado de la broza en descomposición (% de la cantidad inicial de N). Experimento de jardín común. En el margen superior derecho se muestran los resultados del análisis de varianza del modelo mixto, donde P es la condición de pastoreo e IH el índice de humedad de los sitios de origen de la broza. Los símbolos negros y blancos muestran los valores para la broza originada en sitios con y sin pastoreo doméstico respectivamente. Los asteriscos muestran la significancia estadística: *** p < 0,001; * p < 0,05; ns p > 0,10.

Tabla 4.5. Variables indicadoras de la calidad de hojarasca del componente dinámico de la vegetación como predictoras (efectos fijos) de la tasa de descomposición y el N liberado (%) de la broza en el modelo mixto jerarquizado.

Variable de efecto fijo	Tasa descomposición (k, año ⁻¹)	N liberado (%)
a) Pastoreo (efecto sustrato)		
Anova (lme)	$F_{1,4} = 24,44$; p = 0,0078	$F_{1,4} = 9,62$; p = 0,036
Verosimilitud restringida	3,19 (gl=6)	- 4,18 (gl=5)
Pseudo- r^2 marginal / condicional	0,38 / 0,61	0,41 / 0,77
b) Concentración de N (%) en broza fresca		
Anova (lme)	$F_{1,39} = 0,13$; p = 0,72	$F_{1,39} = 12,30$; p = 0,0012
Verosimilitud restringida	-0,95 (gl=6)	- 1,35 (gl=4)
Pseudo- r^2 marginal / condicional	0,001 / 0,62	0,22 / 0,81
c) Relación C:N en broza fresca		
Anova (lme)	$F_{1,39} = 0,45$; p = 0,51	$F_{1,39} = 18,43$; p = 0,0001
Verosimilitud restringida	- 5,68 (gl=6)	- 4,45 (gl=5)
Pseudo- r^2 marginal / condicional	0,007 / 0,61	0,40 / 0,80
d) Dureza foliar broza (g/cm²)		
Anova (lme)	$F_{1,4} = 55,66$; p = 0,0017	$F_{1,8} = 36,69$; p = 0,0003
Verosimilitud restringida	3,11 (gl=6)	- 2,81 (gl=4)
Pseudo- r^2 marginal / condicional	0,47 / 0,62	0,64 / 0,76

Nota: Los cuatro modelos incluyeron cada uno un solo efecto fijo (a-d) y consideraron el anidamiento del nivel de humedad ambiental y la condición de pastoreo de los sitios de origen de los sustratos. Los valores de bondad de ajuste (pseudo- r^2) marginal describen la proporción de varianza explicada por el factor fijo y los valores condicionales la explicada por conjunto de factores fijos y aleatorios (Nakagawa y Schielzeth 2013).

4.3.4. Efectos del pastoreo sobre las condiciones ambientales

El pastoreo doméstico aumentó significativamente la cantidad de luz transmitida por el sotobosque. La radiación incidente bajo el sotobosque fue, en promedio, casi 3 veces mayor en los sitios pastoreados que en los no pastoreados (Figura 4.4 a; Tabla 4.5 a). Dicho efecto fue mayor en los sitios de humedad intermedia, aunque la interacción pastoreo x gradiente no fue significativa ($p > 0,10$; Figura 4.4 a). La radiación transmitida tendió a disminuir hacia los bosques más húmedos (Tabla 4.6 a), con diferencias significativas entre ambientes en dos fechas de medición (abril 2012, IH: $F_{1,6} = 34,52$, $p = 0,01$; marzo 2013, IH: $F_{1,6} = 12,36$, $p = 0,025$). Además, la temperatura del suelo fue en promedio 1,6 °C más alta en los sitios pastoreados que en los sitios sin pastoreo (Tabla 4.6 b). Ese patrón fue más evidente en las últimas dos fechas (abril 2012 y marzo 2013), cuando las diferencias entre sitios pastoreados y no pastoreados (en promedio 5,9 y 4,2 °C) tendieron a ser más grandes hacia el extremo húmedo del gradiente (abril 2012, P: $F_{1,6} = 17,15$, $p = 0,0061$; IH: $F_{1,6} = 0,07$, $p = 0,79$; P x IH: $F_{1,6} = 11,22$, $p = 0,015$; marzo 2013, P: $F_{1,6} = 9,01$, $p = 0,024$; IH: $F_{1,6} = 2,73$, $p = 0,15$; P x IH: $F_{1,6} = 3,76$, $p = 0,10$). La condición de pastoreo del sitio no modificó la cobertura del dosel arbóreo (Tabla 4.6 c), por lo cual los aumentos de la radiación y la temperatura del suelo inducidos por el pastoreo se debieron a la reducción de la cobertura del sotobosque (Apéndice 3, Tabla A3.1). Sin embargo, el pastoreo no afectó significativamente el contenido de humedad del suelo en ninguna de las fechas evaluadas (Tabla 4.6 d). No se observaron diferencias asociadas a la historia de pastoreo

(Tabla 4.6 e) en cuanto a la profundidad de la capa de cenizas depositadas por la erupción del volcán Puyehue-Cordón Caulle en junio 2011.

La presencia histórica de ganado doméstico incrementó sustancialmente la densidad aparente del horizonte superior del suelo, respecto de la observada en los sitios sin pastoreo ($p < 0,001$; Tabla 4.6 f). La magnitud de ese efecto varió a lo largo del gradiente de humedad; el incremento promedio en densidad varió desde 4 % en los bosques más secos hasta 300 % en los bosques más húmedos (Figura 4.4 b). Sin embargo, la historia de pastoreo no afectó significativamente la concentración de C (%), ni la cantidad (stock) de C almacenada en el horizonte superior del suelo (0-10 cm, Figura 4.5 c; Tabla 4.6 g, h). La compactación del suelo inducida por el pastoreo generó un aumento significativo del stock de N en el horizonte superior del suelo (Figura 4.4 d; Tabla 4.6 j), mientras que la concentración de N (%) en el suelo no se vio afectada (Tabla 4.6 i). Tampoco hubo diferencias en la relación C:N del suelo (Tabla 4.6 k). Por otro lado, los stocks de C y N en el suelo decrecieron significativamente hacia los sitios más húmedos del gradiente regional, independientemente de la historia de pastoreo (Figura 4.4; Tabla 4.6). Por último, el pastoreo redujo un 68 % la tasa de respiración potencial del suelo, respecto de la medida para los suelos de sitios no pastoreados (Figura 4.4 e; Tabla 4.6 l). La biomasa microbiana no fue diferente entre sitios con y sin pastoreo, y mostró una tendencia a disminuir hacia los sitios más húmedos (Figura 4.4 f; Tabla 4.6 m).

Tabla 4.6. Efectos del pastoreo (P) y el gradiente de humedad (IH) en las condiciones ambientales

Variable	Sin Pastoreo	Con Pastoreo	Pastoreo	IH	P x IH
a) Radiación incidente relativa en sotobosque (% , 4 fechas)	5,75 ± 2,30	15,11 ± 3,33	F_{1,6} = 6,75; p = 0,041 (1/4)	F _{1,6} = 5,47; p = 0,058 (2/4)	F _{1,6} = 0,03; p = 0,86
b) Temperatura del suelo (°C, 5 fechas)	9,72 ± 0,45	11,36 ± 0,62	F _{1,6} = 3,90; p = 0,096 (2/5)	F _{1,6} = 0,001; p = 0,98	F _{1,6} = 1,23; p = 0,31 (1/5)
c) Cobertura dosel (% , Marzo 2013)	81,93 ± 2,06	79,3 ± 1,68	F _{1,6} = 0,87; p = 0,39	F _{1,6} = 0,08; p = 0,79	F _{1,6} = 0,31; p = 0,60
d) Humedad edáfica (% , 5 fechas)	{20,4 ± 1,1; 47,4 ± 3,8}	{20,6 ± 1,5; 26,5 ± 3,4}	F _{1,6} = 2,50; p = 0,16	F_{1,6} = 9,92; p = 0,0198 (2,5/5)	F _{1,6} = 3,12; p = 0,13
e) Profundidad de la capa de cenizas (cm, Nov. 2011)	{0,06 ± 0,0; 13,1 ± 0,59}	{0,00 ± 0,0; 14,64 ± 0,32}	F _{1,6} = 0,01; p = 0,92	F_{1,6} = 8,62; p = 0,0261	F _{1,6} = 0,25; p = 0,64
f) Densidad aparente del suelo (g/cm ³ , Abril 2012)	{0,50 ± 0,05; 0,10 ± 0,04}	{0,49 ± 0,03; 0,62 ± 0,10}	F _{1,6} = 47,43; p = 0,0005	F _{1,6} = 3,59; p = 0,11	F _{1,6} = 14,09; p = 0,0095
g) C total suelo (% , Dic. 2010)	10,97 ± 2,38	6,51 ± 1,64	F _{1,6} = 2,65; p = 0,16	F _{1,6} = 2,46; p = 0,17	F _{1,6} = 0,46; p = 0,52
h) Stock C suelo (tn/ha)	{35,1 ± 4,7; 15,1 ± 4,6}	{52,0 ± 13,1; 16,4 ± 3,6}	F _{1,6} = 0,58; p = 0,48	F _{1,6} = 20,46; p = 0,004	F _{1,6} = 0,17; p = 0,70
i) N total suelo (% , Dic. 2010)	0,29 ± 0,06	0,28 ± 0,05	F _{1,6} = 0,04; p = 0,85	F _{1,6} = 2,77; p = 0,15	F _{1,6} = 0,34; p = 0,58
j) Stock N suelo (tn/ha)	{1,02 ± 0,17; 0,37 ± 0,07}	{1,44 ± 0,22; 0,8 ± 0,22}	F _{1,6} = 6,66; p = 0,0417	F _{1,6} = 6,69; p = 0,0414	F _{1,6} = 0,11; p = 0,75
k) Relación C:N suelo (Dic. 2010)	37,61 ± 5,58	22,83 ± 3,17	F _{1,6} = 4,59; p = 0,076	F _{1,6} = 0,25; p = 0,63	F _{1,6} = 0,67; p = 0,44
l) Tasa de respiración potencial del suelo (g CO ₂ /m ² /h, Nov. 2011)	0,17 ± 0,01	0,15 ± 0,01	F_{1,6} = 12,10; p = 0,013	F _{1,6} = 2,60; p = 0,16	F _{1,6} = 0,54; p = 0,49
m) Biomasa microbiana (µg C/g suelo, Abril 2012)	{1291 ± 340; 962 ± 126}	{1503 ± 238; 583 ± 193}	F _{1,6} = 0,05; p = 0,83	F_{1,6} = 8,03; p = 0,0298	F _{1,6} = 1,18; p = 0,32

Nota: Se presenta el promedio y E. E. de las cinco posiciones en el gradiente de humedad para cada condición de pastoreo. En aquellas variables donde el gradiente de humedad fue significativo, se presenta la media y el EE del sitio más húmedo y más seco para cada condición de pastoreo (entre llaves). Las variables de suelo corresponden a profundidad de 0-10 cm. Para las variables que se midieron en más de una fecha se incluyó la misma dentro del anidamiento en el modelo mixto. Entre paréntesis se muestra el número de fechas donde el factor fue significativo sobre el total de fechas.

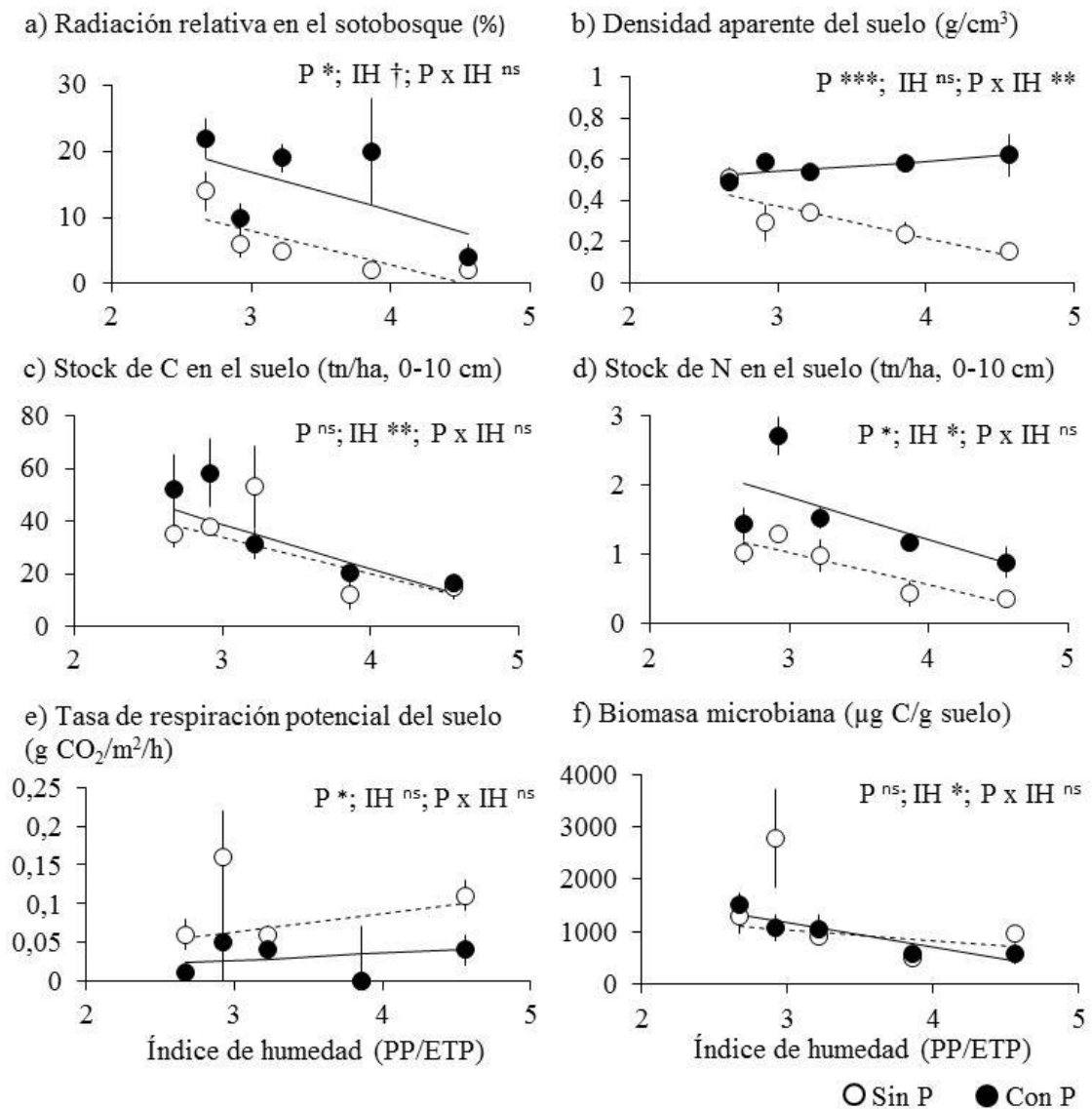


Figura 4.4. Efectos de la presencia histórica de pastoreo (P) a lo largo del gradiente de humedad (IH) sobre: a) la radiación incidente en el sotobosque (relativa a la incidente en áreas expuestas); b) la densidad aparente del suelo (0-10 cm); c y d) el stock de C y N en el suelo (0-10 cm) respectivamente; e) Tasa de respiración potencial del suelo; f) Biomasa microbiana del suelo. Los asteriscos muestran el grado de significancia en el modelo mixto: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; † $p < 0,10 > 0,05$; ns $p > 0,10$. En la figura se presentan los valores promedio de las cuatro fechas de medición, los resultados del modelo incorporan a la fecha dentro de la estructura anidada.

4.3.5. Experimento 2: Efectos mediados por las condiciones del ambiente

El pastoreo no tuvo efectos significativos sobre la tasa de descomposición y la liberación de N de la hojarasca del componente estático (coihue) (Figura 4.5 a; Tabla 4.7). La descomposición de coihue fue relativamente lenta (promedio $k = 0,34 \pm 0,027 \text{ año}^{-1}$) y estable a lo largo del gradiente de disponibilidad de agua y entre condiciones de pastoreo (Figura 4.5 a; Tabla 4.7 a). Por su parte, si bien la tasa de descomposición de festuca también fue lenta (promedio $k = 0,39 \pm 0,029 \text{ año}^{-1}$), tendió a ser un $38 \pm 5 \%$ menor ($p < 0,06$) en promedio en los sitios pastoreados que en los no pastoreados hacia el extremo más seco del gradiente (Figura 4.5 b; Tabla 4.7 a). Se encontraron resultados equivalentes para la cantidad de N liberado de la hojarasca durante la descomposición. Al cabo de 2,3 años de incubación a campo, tanto para coihue como para festuca, se registró una liberación neta de N desde la broza (en promedio $20,2 \pm 5,8 \%$ y $30,8 \pm 4,2 \%$, respectivamente). El pastoreo no afectó la cantidad de N liberado en la broza de coihue (Tabla 4.7 b), pero tendió a reducir marginalmente ($p < 0,07$) el N liberado en la broza de festuca que fue incubada en los sitios más secos del gradiente (Figura 4.5 d; Tabla 4.7 b).

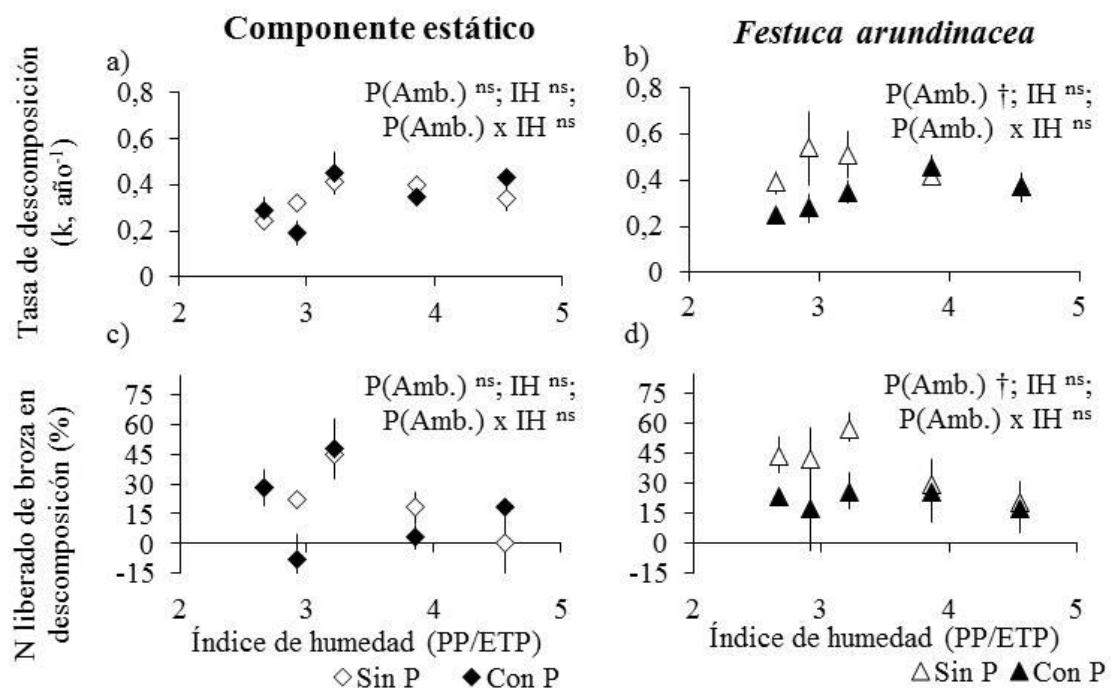


Figura 4.5. Efecto del pastoreo (P) mediado por cambios en las condiciones del ambiente sobre (a y b) la tasa de descomposición (k , año^{-1}) y (c y d) el N liberado (%) de la broza en descomposición del componente estático local (coihue, a y c) y de *Festuca arundinacea* (b y d) a lo largo del gradiente de humedad ambiental (IH). Los símbolos negros y blancos corresponden a sitios con y sin pastoreo doméstico respectivamente. Los asteriscos muestran el grado de significancia en el modelo mixto: $\dagger p < 0,10 > 0,05$; ns $p > 0,10$.

Tabla 4.7. Resultados estadísticos del experimento 2 para la evaluación de los efectos del pastoreo mediados por cambios en las condiciones del ambiente sobre la tasa de descomposición y el N liberado de la broza para los dos tipos de sustratos comunes evaluados.

Variable	Anova		
Sustrato	Pastoreo	IH	P x IH
a) Tasa de descomposición (k, año⁻¹)			
Componente estático	F _{1,6} = 0,004; p = 0,95	F _{1,6} = 2,43; p = 0,17	F _{1,6} = 0,26; p = 0,63
<i>Festuca arundinacea</i>	F _{1,6} = 5,00; p = 0,067	F _{1,6} = 0,21; p = 0,66	F _{1,6} = 3,25; p = 0,12
b) N liberado de la broza en descomposición (%)			
Componente estático	F _{1,6} = 0,15; p = 0,71	F _{1,6} = 0,98; p = 0,36	F _{1,6} = 0,42; p = 0,54
<i>Festuca arundinacea</i>	F _{1,6} = 5,50; p = 0,057	F _{1,6} = 2,37; p = 0,17	F _{1,6} = 1,60; p = 0,25

4.3.6. Experimento 3: Efectos interactivos del pastoreo mediados por la vegetación y el ambiente

En el experimento de trasplantes recíprocos, la descomposición de la hojarasca del componente dinámico de la vegetación dependió tanto del origen de la broza (con vs. sin pastoreo), como de las condiciones ambientales del sitio donde se incubó la broza, definidas por la historia de pastoreo y la posición en el gradiente de humedad. En general, el efecto del pastoreo mediado por la calidad de broza fue el principal determinante de la descomposición, aunque la magnitud de ese efecto dependió del ambiente de incubación (Figura 4.6; Tabla 4.8). La tasa de descomposición de la broza producida por las comunidades pastoreadas fue, en promedio, un 22-26 % más lenta que la de la broza producida en ausencia de pastoreo (Figura 4.6 a y b). Sin embargo, se observó una triple interacción significativa entre el origen de la broza, la condición del ambiente, ambos asociados al pastoreo, y la humedad ambiental del sitio (Tabla 4.8 a). Dicha interacción evidenció que la broza de la comunidad no pastoreada se descompuso más rápido en los bosques libres de pastoreo en la zona intermedia del gradiente de humedad, pero no en los sitios extremos del gradiente (Figura 4.6 a; Tabla 4.8, modelo sitios Sin Pastoreo). En cambio, la broza producida por la comunidad pastoreada mostró una tasa de descomposición homogénea a lo largo del gradiente de humedad y no cambió significativamente entre sitios con distinta historia de pastoreo (Figura 4.6 a y b; Tabla 4.8, modelo sitios Con Pastoreo).

El pastoreo promovió la retención neta de N durante la descomposición de la broza producida por el componente dinámico de la vegetación (Figura 4.6 c y d). En promedio, la hojarasca de la comunidad pastoreada liberó menos N que la broza de la comunidad no pastoreada (Figura 4.6 c y d; Tabla 4.8 b), aunque las diferencias observadas dependieron también de las condiciones del ambiente asociadas a la presencia o no del pastoreo del sitio de incubación (Tabla 4.8 b). Se observaron mayores diferencias entre mezclas de broza (con y sin pastoreo) en los ambientes sin pastoreo (promedio 54 ± 31 unidades de diferencia en N liberado entre tipos de broza; modelo sitios Sin Pastoreo) que en los ambientes con pastoreo ($40 \pm 22,8$; modelo sitios Con Pastoreo; Tabla 4.8), debido a que la broza proveniente de ambientes pastoreados retuvo menos N cuando fue incubada en su lugar de origen (Figura 4.6 d). Además, las diferencias en la dinámica del N entre tipos de broza variaron a lo largo del gradiente de humedad, especialmente en los ambientes con pastoreo (Tabla 4.8 b), aunque en este caso no se observó una triple interacción significativa (Figura 4.6 c y d).

Figura 4.6. Efecto del pastoreo (P) sobre la tasa de descomposición (k , año⁻¹, a y b) y N liberado de la broza (% , c y d) mediados por la vegetación a través de cambios en la calidad de broza del componente dinámico [P(Veget.)] y por las condiciones del ambiente [P(Amb.)] a lo largo del gradiente de humedad ambiental (IH). Experimento de trasplantes recíprocos. Las figuras muestran para los ambientes sin (a y c) y con (b y d) influencia histórica del pastoreo, los resultados de las mezclas de broza de los componentes dinámicos generados en condiciones contrastantes de pastoreo. Círculos blancos y líneas discontinuas: broza sin historia de pastoreo; círculos negros y líneas continuas: broza con pastoreo. El modelo estadístico evaluó en conjunto los efectos del pastoreo sobre la vegetación, el ambiente y el gradiente de humedad. Los asteriscos muestran el grado de significancia en el modelo mixto: *** $p < 0,001$; * $p < 0,05$; ^{ns} $p > 0,10$.

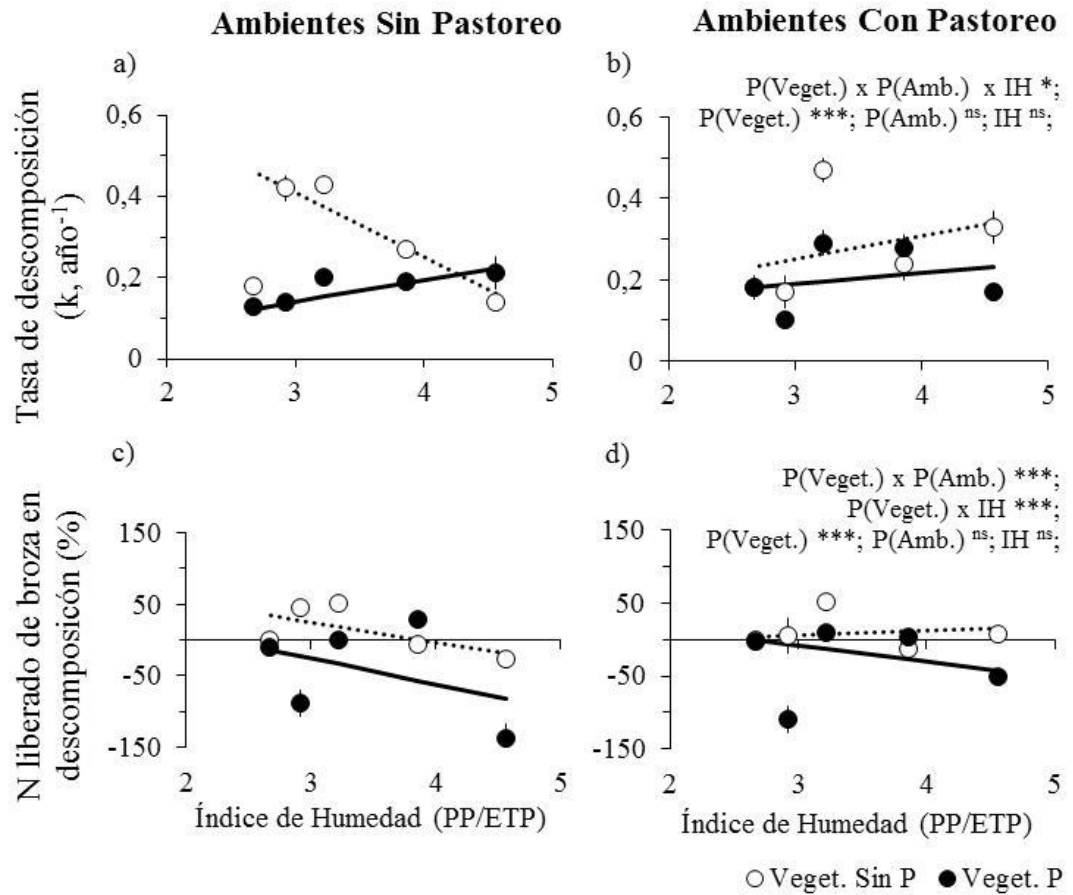


Tabla 4.8. Resultados estadísticos del experimento 3 para la evaluación de los efectos del pastoreo mediados por la calidad de broza y condiciones del ambiente sobre la tasa de descomposición y el N liberado de la broza.

Variable	Factor de efecto fijo	Anova	Estructura varianza
a) Tasa de descomposición (k, año ⁻¹)			
Modelo completo			
P(Vegetación)	F _{1,46} = 25,24	p <0,0001	1/Tipo de broza (2)
P(Ambiente)	F _{1,6} = 0,29	p = 0,61	
IH	F _{1,6} = 0,67	p = 0,45	
P(Veget.) x P(Amb.)	F _{1,46} = 1,24	p = 0,27	
P(Veget.) x IH	F _{1,46} = 2,30	p = 0,14	
P(Amb.) x IH	F _{1,6} = 0,02	p = 0,90	
P(Veget.) x P(Amb.) x IH	F _{1,46} = 7,17	p = 0,010	
Modelo Sitios Sin Pastoreo			
P(Veget.)	F _{1,23} = 161,89	p < 0,0001	1/sitio (10)
IH	F _{1,3} = 2,41	p = 0,22	
P(Veget.) x IH	F _{1,23} = 72,63	p < 0,0001	
Modelo Sitios Con Pastoreo			
P(Veget.)	F _{1,23} = 9,29	p = 0,0057	
IH	F _{1,3} = 0,39	p = 0,57	
P(Veget.) x IH	F _{1,23} = 0,84	p = 0,37	
b) N liberado de la broza en descomposición (%)			
Modelo completo			
P(Vegetación)	F _{1,46} = 155,10	p <0,0001	1/sitio (10)
P(Ambiente)	F _{1,6} = 0,24	p = 0,64	
IH	F _{1,6} = 1,88	p = 0,22	
P(Veget.) x P(Amb.)	F _{1,46} = 30,34	p <0,0001	
P(Veget.) x IH	F _{1,46} = 98,67	p <0,0001	
P(Amb.) x IH	F _{1,6} = 0,96	p = 0,36	
P(Veget.) x P(Amb.) x IH	F _{1,46} = 2,36	p = 0,13	
Modelo Sitios Sin Pastoreo			
P(Veget.)	F _{1,23} = 9,37	p = 0,0055	1/ Tipo de broza (2)
IH	F _{1,3} = 2,23	p = 0,23	
P(Veget.) x IH	F _{1,23} = 0,10	p = 0,76	
Modelo Sitios Con Pastoreo			
P(Veget.)	F _{1,23} = 74,29	p < 0,0001	1/sitio (10)
IH	F _{1,3} = 0,19	p = 0,69	
P(Veget.) x IH	F _{1,23} = 90,97	p < 0,0001	

Nota: Se presentan los parámetros del análisis de varianza de los efectos fijos (considerando el anidamiento) de los efectos del pastoreo mediados por la calidad de broza y las condiciones del ambiente asociadas al pastoreo y al gradiente de humedad ambiental (IH), y las diferentes interacciones. También se indican los estratos de estructura de varianza que se aplicó a los modelos y los resultados de los modelos parciales para los ambientes sin y con pastoreo.

4.3.7. Efectos del pastoreo ponderados al conjunto de hojarasca

El efecto desacelerador del pastoreo sobre la descomposición y el reciclado de N se conservó al ponderar dichas variables por la contribución relativa de los componentes estático y dinámico a la biomasa total de hojarasca (Figura 4.7). La descomposición ponderada de la hojarasca del componente dinámico fue en promedio un $75 \pm 7 \%$ más lenta en los sitios pastoreados que en los no pastoreados (kP , $F_{1,6} = 36,63$, $p = 0,0038$). La descomposición ponderada de la broza del componente estático (coihue) no fue afectada por la historia de pastoreo del sitio ($F_{1,6} = 2,63$, $p = 0,18$). Hubo una tendencia a que la descomposición de la broza de coihue fuera más rápida en los sitios pastoreados ($63 \pm 34 \%$), lo que compensó la baja tasa de descomposición del componente dinámico bajo pastoreo (Figura 4.7 a). En consecuencia, la kP no difirió entre sitios pastoreados y no pastoreados ($F_{1,6} = 0,04$, $p = 0,84$).

La broza de coihue mostró una reducción ($44 \pm 13 \%$) en la liberación de N ponderada para la comunidad con pastoreo, respecto de la no pastoreada (NlibP, Figura 4.7 b; $F_{1,6} = 15,01$, $p = 0,018$). El componente dinámico no presentó diferencias en el NlibP entre sitios (Figura 4.7 b; $F_{1,6} = 1,22$, $p = 0,33$). La tendencia (no significativa) del sustrato dinámico a una menor liberación de N en sitios sin pastoreo, contraria al observado en las bolsas de descomposición, estuvo asociada a la mayor contribución relativa del componente dinámico a la hojarasca de áreas sin pastoreo (Apéndice 3, Tabla A3.1). No se detectaron diferencias en la NlibP total que fueran atribuibles al pastoreo (Figura 4.7 b; $F_{1,6} = 1,19$, $p = 0,34$). Ninguna de las dos variables y componentes de la vegetación mostraron patrones significativos a lo largo del gradiente de humedad (IH: $p > 0,1$; $P \times IH$: $p > 0,1$; datos no mostrados).

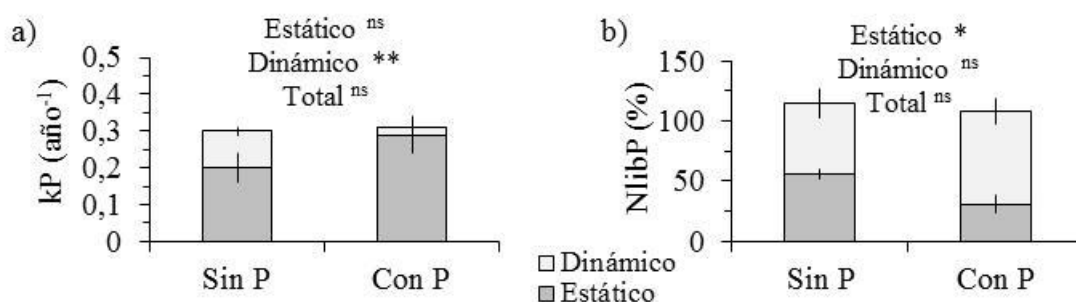


Figura 4.7. Tasa de descomposición (a) y dinámica de N (b) en la broza ponderados por la proporción de los dos componentes, estático (gris oscuro) y dinámico (gris claro), en la comunidad completa de hojarasca. El total resulta de la adición de los anteriores bajo un supuesto de no interacción. Los asteriscos muestran el grado de significancia en los modelos mixtos para cada uno de los componentes y el total: ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ns $p > 0,10$.

4.5. DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo sugieren que la introducción de herbívoros domésticos generó cambios en la vegetación y en el ambiente del bosque que implicaron una desaceleración de las tasas de descomposición y del reciclado de N en la broza producida por el componente dinámico de la comunidad vegetal. Dicho efecto estuvo mediado por cambios en la composición de especies y especialmente se asoció al incremento en la dureza foliar de la mezcla de broza depositada en el suelo. A su vez se observó la interacción de los efectos con el ambiente generado tanto por la condición de pastoreo o con la humedad ambiental, siendo los efectos más importante en bosques de humedad intermedia. Finalmente, al ponderar los resultados al conjunto completo de hojarasca se observó que las hojas de coihue (sustrato estático) cumplen un papel clave en el ecosistema, ya que amortiguaron los efectos del pastoreo sobre la calidad de la hojarasca dinámica.

4.5.1. Efectos del pastoreo sobre la vegetación, el ambiente y el proceso de descomposición

La presencia histórica de los herbívoros domésticos generó cambios importantes en la estructura y composición de la vegetación de los bosques de *N. dombeyi* (Piazza *et al.* 2016). En contraste con áreas sin pastoreo, e independientemente de la humedad del hábitat, se observó principalmente una reducción en la cobertura del sotobosque y cambios en la composición funcional y equitatividad de especies (Apéndice 3, Tabla A3.1). El pastoreo redujo la dominancia de árboles y arbustos de hojas tiernas en el sotobosque, consistentes con el consumo selectivo de los animales en estos bosques (Vila y Borrelli 2011). En contraste con otros bosques templados (Randall y Walters 2011; Hegland *et al.* 2013; Suzuki *et al.* 2013), no se observó un incremento en la cobertura absoluta de especies de hojas duras o espinosas ni en las hierbas asociado a la liberación de competencia. Es posible que la baja disponibilidad de luz en estos bosques primarios maduros restrinja la colonización y crecimiento de las plantas en el sotobosque (Veblen *et al.* 1996; Augustine y McNaughton 1998; Mason *et al.* 2010). Por otro lado, se observó que el cambio en la composición de especies entre sitios pastoreados y no pastoreados fue mayor en los bosques más húmedos. Dicho patrón concuerda con los modelos generales que enfatizan el compromiso entre los rasgos de crecimiento y defensas en las plantas a lo largo de gradientes ambientales y predicen un efecto más importante en sistemas más productivos (Coley *et al.* 1985; Milchunas *et al.* 1988; Leibold *et al.* 1997).

El pastoreo cambió la composición funcional de especies y redujo la calidad de la hojarasca aportada por especies del sotobosque (componente dinámico). Dicho efecto se asociaría al incremento en la proporción de especies con hojas duras o con espinas y también, aunque en menor medida, la relación C:N de la hojarasca de la comunidad. Estos rasgos funcionales estuvieron estadísticamente relacionados con la reducción de la tasa de descomposición y en la liberación de N en la broza de las comunidades pastoreadas (Tabla 4.5). Además, esos efectos se observaron tanto en el campo como en el jardín común, donde las diferencias cualitativas entre los sustratos fueron notablemente similares (Figuras 4.3. y 4.6). Estos resultados indican que el efecto del pastoreo sobre la descomposición estuvo en gran medida determinado por cambios en la composición funcional de la vegetación y la calidad de la hojarasca del componente dinámico. De manera similar, en bosques templados de Nueva Zelanda, los cambios en

la densidad de especies debidos al impacto de ungulados manifestaron una importante reducción en la calidad de la hojarasca y en su tasa de descomposición, aunque no se observaron efectos en el reciclado de N (Wardle *et al.* 2002; Mason *et al.* 2010). Estos resultados son consistentes con la existencia de una asociación entre la palatabilidad y la descomponibilidad a nivel de la comunidad del bosque (Grime *et al.* 1996; Pastor y Cohen 1997; Badgett y Wardle 2003).

El pastoreo alteró las condiciones ambientales en el bosque (Figura 4.4). Dichos cambios en general fueron imperceptibles o bien se reflejaron débilmente en la tasa de descomposición o el reciclado de N de los sustratos comunes evaluados, que incluyeron al componente estático local y a *Festuca arundinacea* como broza foránea para el sistema. No obstante en festuca se observó un efecto marginal negativo especialmente en los sitios menor humedad (Figura 4.5). Es posible que en los sitios con pastoreo exista una mayor proporción de microorganismos inactivos, dada la menor respiración potencial, y por otro lado, los organismos activos podrían presentar una mayor actividad bajo pastoreo por aumentos en la temperatura asociados a la mayor radiación incidente. Estos efectos contrapuestos podrían ser la causa de la falta de consistencia sobre la descomposición (Badgett y Wardle 2003; Schrama *et al.* 2013; Stark *et al.* 2015).

El pastoreo de herbívoros silvestres como los ciervos en bosques de Japón también produjo una menor tasa de descomposición, tanto en mezclas de broza de especies deciduas y persistentes asociadas a la influencia de ciervos. Dicho efecto se observó especialmente en áreas de alta exposición a la luz (gaps), donde los cambios en la humedad del suelo fueron más importantes, mientras que en los bosques cerrados no se observaron cambios consistentes (Suzuki e Ito 2014). Esta observación sugiere que los bosques primarios maduros podrían presentar cierta resistencia a los cambios microambientales del pastoreo, aunque la comparación estuvo restringida a un corto plazo (clausura de 3 años). En otros sistemas boscosos se observaron efectos variables de los ungulados mediante sus efectos en las condiciones del ambiente (Wardle *et al.* 2001; Olofsson y Oksanen 2002; Olofsson *et al.* 2004; Stark *et al.* 2000, 2010). Teniendo en cuenta lo anterior, está claro que los cambios promovidos por el pastoreo son complejos y que las variaciones en las condiciones del ambiente y su conexión con el proceso de descomposición de hojarasca deben ser explorados con mayor detalle. Dicho análisis debería considerar por separado los cambios en las propiedades físicas y químicas del suelo, la actividad de organismos del suelo, la presencia de enzimas microbianas extracelulares y el transporte de nutrientes entre hábitats por los herbívoros (Schrama *et al.* 2013; Stark *et al.* 2015).

4.5.2. Interacciones de los efectos del pastoreo sobre la descomposición de hojarasca

Bajo las consideraciones anteriores, es de destacar que la descomposición en este ecosistema boscoso pareciera encontrarse fuertemente controlada por la calidad de la broza que ingresa al suelo, como ocurre en otros ecosistemas (Cebrian y Lartigue 2004; Cornwell *et al.* 2008; Hobbie 2015; Bradford *et al.* 2016). El efecto sitio generado por el gradiente de humedad en la broza de los componentes dinámicos de la vegetación generó una variación en su tasa de descomposición entre un 38 y 67 %, mientras que la variación entre componentes dinámicos con y sin pastoreo alcanzó una magnitud equivalente (hasta 50-67 %). Por lo tanto, las implicancias del cambio en la composición de la vegetación que generó el pastoreo en estos bosques pueden ser importantes para su funcionamiento.

No obstante lo anterior, la tasa de descomposición de los componentes dinámicos dependió de la triple interacción de los efectos del pastoreo mediados por la calidad de

broza y por las condiciones del ambiente, y de la humedad del hábitat (Figura 4.6). El efecto del pastoreo en las tasas de descomposición de los componentes dinámicos fue más importante en los ambientes sin pastoreo y con humedad ambiental intermedia (Tabla 4.8). En parte, dicho patrón se debió a que las mezclas de broza de sitios sin pastoreo se descompusieron más rápido en sus ambientes de origen. Esto sugiere la existencia de una afinidad idiosincrática entre los descomponedores y la broza locales (“*Home field advantage*”, Gholz *et al.* 2000). Dicho efecto ha sido reportado en bosques templados de esta misma región biogeográfica (Vivanco y Austin 2008; Ayres *et al.* 2009; Veen *et al.* 2015). No obstante, nuestra observación fue relativamente débil, y no fue consistente entre sitios y condiciones de pastoreo. Como los cambios de pastoreo se basaron en la equitatividad más que en la lista de especies en la broza, que en general presentó pocas variaciones (Apéndice 3, Tabla A3.1; Piazza *et al.* 2016), es posible que hayan sido poco perceptibles para los microorganismos del suelo (Freschet *et al.* 2012). Se ha sugerido que las interacciones entre el sitio de origen y el sustrato son observables solo cuando sus calidades son muy diferentes (Freschet *et al.* 2012; Veen *et al.* 2015), lo que concuerda con la observación en los sitios de humedad intermedia (Apéndice 3 Figura A3.3 y Figura 4.3). También la alta dominancia de hojas de *N. dombeyi* en la hojarasca que se deposita sobre el suelo, o bien la deposición de cenizas volcánicas, pueden haber atenuado las diferencias entre las mezclas dinámicas (Barantal *et al.* 2011).

Se observaron mayores efectos del pastoreo en la composición de especies y en la densidad aparente del suelo de los bosques más húmedos. Los mayores cambios florísticos en los bosques húmedos se asociarían especialmente a la reducción en la dominancia de caña colihue y la aparición de nuevas especies (Piazza *et al.* 2016). El mayor incremento en la densidad aparente de los suelos de sitios húmedos (Figura 4.4), posiblemente esté asociado a su menor desarrollo y mayor espesor de horizonte orgánico. Los efectos sobre la estructura de formas de vida de la vegetación y otras variables ambientales en general fueron homogéneos a lo largo del gradiente. Las diferencias del impacto de herbívoros entre bosques húmedos y secos parecen no haber sido lo suficientemente importantes para reflejarse claramente en la calidad de la vegetación (Apéndice 3 Figura A3.3; Tabla 4.4) ni en el proceso de descomposición de la broza dinámica (Figuras 4.3 y 4.6).

El efecto de la triple interacción (sustrato x sitio x IH) determinó el resultado en el gradiente sobre la tasa de descomposición, ya que el mayor efecto del pastoreo se observó en los sitios de humedad intermedia. En esos sitios también se observó un mayor cambio en la calidad de broza del componente dinámico (Apéndice 3 Figura A3.3), y en su descomponibilidad (Figuras 4.3 y 4.6). A su vez, los ambientes sin pastoreo manifestaron una tendencia similar en la tasa de descomposición de festuca (Figura 4.5), y como se remarcó anteriormente en los mismos sitios se observó una afinidad de los sustratos de broza del componente dinámico sin pastoreo en sus ambientes de origen. En bosques de Hawaii también observaron mayores tasas de descomposición en bosques más secos por su mayor calidad en la hojarasca (Vitousek *et al.* 1994). En un trabajo descriptivo de los caracteres foliares de la región patagónica se observó que la variación de bosques perennes en calidad foliar tiene una tendencia negativa hacia sitios más húmedos (Bertiller *et al.* 2006). Posiblemente los bosques más secos presenten una mayor proporción de especies competitivas, y con mayor calidad foliar, dada su mayor disponibilidad de luz respecto a bosques más húmedos (Mason *et al.* 2010; Suzuki *et al.* 2013; Piazza *et al.* 2016). Coincidentemente en una revisión a

nivel global, se observa que los sistemas entre los 1000 y 2000 mm de precipitación anual presentan las mayores tasas de descomposición (Zhang *et al.* 2008).

En el caso de los efectos del pastoreo sobre la liberación de N de la broza en descomposición, los resultados fueron diferentes a los observados en las tasas de descomposición. También se observó un efecto de interacción entre los efectos del pastoreo sobre la calidad de broza de los componentes dinámicos y sobre las condiciones ambientales, pero la tendencia fue contraria ya que fue la broza generada en sitios con pastoreo liberó más N en su ambiente de origen (Figura 4.6 c-d). En este caso no se observó un mayor efecto en los sitios de humedad intermedia, a pesar que los resultados de los experimentos de jardín común (Figura 4.3) y de festuca (Figura 4.5) presentaron patrones similares a los observados con la tasa de descomposición.

La erupción volcánica complejiza la interpretación de los resultados en la medida que es un factor ecológico de jerarquía superior que no fue controlado. Especialmente, su efecto puede ser ecológicamente significativo a lo largo del gradiente de humedad, dado que los sitios más húmedos fueron los más afectados. Es posible que las cenizas hayan reducido las tasas de descomposición a nivel general (Piazza *et al. en preparación*) y así hayan diluido los efectos ambientales del pastoreo. No obstante, los efectos mediados por la calidad de broza de los componentes dinámicos de la vegetación en el bosque fueron muy similares a los del jardín común que no tuvieron cenizas. Por lo tanto, si bien las conclusiones del presente estudio se encuentran restringidas a dicho contexto especial, los efectos observados fueron consistentes.

4.5.3. Ponderación de los efectos del pastoreo al conjunto completo de hojarasca

Pese a los cambios observados sobre el componente dinámico de la vegetación, es de destacar que los efectos del pastoreo deben considerar a la comunidad en conjunto de la hojarasca (Turner *et al.* 1989; Poca *et al.* 2015). El pastoreo incrementó la dominancia del componente estático representado por hojas de *N. dombeyi* en la hojarasca y por lo tanto generó una menor equitatividad, independientemente de la humedad del hábitat (Apéndice 3, Tabla 4.1, Tabla 4.3). Sin embargo los cambios del pastoreo sobre las condiciones del ambiente no afectaron la biomasa de hojarasca, ni la tasa de descomposición o el reciclado de N en la broza del componente estático (Figura 4.5). Los efectos del pastoreo sobre el conjunto de hojarasca estática y dinámica no fueron considerados en el estudio de descomposición (Experimento 3). Este tipo de limitaciones son comunes a los estudios de pastoreo y descomposición, los que normalmente no consideran la abundancia relativa de las especies en la comunidad en sus conclusiones. La ponderación de los efectos del pastoreo sobre el proceso de descomposición a la escala de la comunidad completa indicó que la dominancia de coihue, el componente estático de este sistema, puede amortiguar los efectos del pastoreo mediados por la calidad del componente dinámico.

Por ejemplo, los efectos del pastoreo en el enlentecimiento de la tasa de descomposición del componente dinámico persistieron al ponderarlos por su abundancia relativa en la hojarasca (kP). No obstante, la mayor proporción de hojarasca del componente estático en los sitios con pastoreo generó un efecto compensatorio en dichas diferencias, ya que presentó una mayor proporción de kP bajo pastoreo (Figura 4.7 a). El efecto en la liberación de N ponderada (NlibP) fue similar aunque algo más complejo (Figura 4.7 b). En conjunto, la combinación de efectos del pastoreo implicó un efecto nulo sobre la kP y NlibP de la comunidad de hojarasca total. El efecto amortiguador de los componentes estáticos (hojas del dosel) también se ha sugerido para bosques de Nueva Zelanda (Mason *et al.* 2010). No obstante, vale remarcar que el

presente análisis asumió que los efectos de cada componente sobre la descomposición y reciclado de N son aditivos. No está claro aún si la mezcla de la hojarasca de coihue con la producida por el sotobosque genera efectos no aditivos sobre la descomposición (Hättenschwiler *et al.* 2005; Gessner *et al.* 2010). La gran abundancia de coihue en la hojarasca de estos sistemas sugiere que sus rasgos dominarían la descomposición de las mezclas de broza, y que es posible que exista una homogenización de la descomposición con o sin la influencia del pastoreo (Grime 1998; Díaz y Cabido 2001; Ellison *et al.* 2005; Barantal *et al.* 2011). También la inclusión de diferentes partes vegetales y condición de los tejidos, así como las variables de abundancia relativa (i.e. cobertura, biomasa), y sus variaciones en el tiempo y en el espacio, podrían modificar las respuestas y sus interacciones (Poca *et al.* 2015; Hobbie 2015). El estudio más detallado de estos aspectos puede aportar información altamente relevante respecto al nivel de sensibilidad de estos bosques frente a disturbios selectivos, como el pastoreo doméstico, y los umbrales dentro de los cuales el dosel de *N. dombeyi* puede otorgar resistencia.

4.5.4. Conclusiones

El presente estudio permitió explorar las vías por las cuales el pastoreo doméstico puede generar cambios en el funcionamiento del ecosistema del bosque. Los impactos principales estarían mediados por cambios en la calidad de broza de los componentes dinámicos y en forma consistente a nivel regional (Wardle *et al.* 2002). No obstante es posible que este estudio haya subestimado los efectos del pastoreo mediados por los cambios en las condiciones del ambiente debido al impacto de las cenizas volcánicas (Piazza *et al.* en preparación). Por otro lado, a pesar que el pastoreo también incrementó de forma importante la dominancia del componente estático en la hojarasca (coihue), los efectos aditivos en la hojarasca total sugieren que el proceso de descomposición a la escala del bosque no se vería modificado. Es de destacar la importancia de la vegetación dominante en el funcionamiento de estos bosques, que pareciera otorgar estabilidad frente disturbios como el pastoreo doméstico (Grime 1998; Ellison *et al.* 2005). La protección de la estructura de estos bosques maduros resulta altamente relevante para la conservación de sus funciones ecosistémicas.

CAPÍTULO V

Pastoreo y reciclado de C y N en la broza de ecosistemas leñosos contrastantes: un experimento comparativo entre biomas

5.1. INTRODUCCIÓN

Estudiar cómo varían los impactos antrópicos entre ecosistemas permite conocer los controles generales del funcionamiento ecosistémico e identificar las áreas más susceptibles de degradación como producto de dichos impactos (Oesterheld *et al.* 1999; Adler *et al.* 2004; Pastor *et al.* 2006; du Toit y Olff 2014). Existe un cuerpo teórico bien desarrollado que indica que los impactos de la herbivoría varían entre ecosistemas contrastantes (Coley *et al.* 1985; McNaughton *et al.* 1989; Milchunas y Lauenroth 1993; Leibold *et al.* 1997; Cebrian y Lartigue 2004; Bardgett y Wardle 2003; Hillebrand *et al.* 2007). Sin embargo, la gran parte de las evidencias empíricas que apoyan esos modelos se han centrado en sistemas dominados por herbáceas (Milchunas y Lauenroth 1993; Chase *et al.* 2000; Semmartin *et al.* 2004; Anderson *et al.* 2007; Bakker *et al.* 2009; Lezama *et al.* 2014). El conocimiento sobre la respuesta al pastoreo en sistemas dominados por plantas leñosas es aún limitado (Pastor y Cohen 1997; Augustine y McNaughton 1998; Bardgett y Wardle 2003; Tanentzap y Coomes 2011; Randall y Walters 2011). Los sistemas dominados por herbáceas o leñosas presentan marcadas diferencias en los rasgos adaptativos de las especies, y por ende en su estructura y funcionamiento. Siguiendo con la lógica anterior, las consecuencias del pastoreo doméstico podrían también variar entre sistemas leñosos con diferentes contextos climáticos (Cebrian y Lartigue 2004; Pastor *et al.* 2006; Randall y Walters 2011).

Los efectos del pastoreo de herbívoros domésticos varían según la historia evolutiva, el contexto biogeográfico del ecosistema, la intensidad de pastoreo, la escala de observación y la vía de impacto considerada (vegetación o ambiente: ver Capítulo 1; Bardgett y Wardle 2003; Semmartin *et al.* 2004; Pastor *et al.* 2006; Sjögersten *et al.* 2012). Por ejemplo, se han detectado efectos más importantes en la descomposición de hojarasca originada en pastizales de alta vs. baja productividad, asociados a mayores cambios en la calidad de especies cuya abundancia aumenta o disminuye con el pastoreo en sistemas más productivos (Semmartin *et al.* 2004). Mientras que en la tundra se observó que el pastoreo de gansos aceleró la descomposición de hojarasca en ambientes mésicos pero no la modificó en ambientes húmedos (Sjögersten *et al.* 2012). Se ha sugerido que los diferentes patrones encontrados en distintos contextos podrían asociarse a los hábitos de consumo de ramoneo y pastoreo de los herbívoros presentes (Pastor *et al.* 2006; pero ver du Toit y Olff 2014). El tipo de vegetación dominante en el ecosistema también podría explicar las diferentes respuestas, ya que en sistemas con dominancia de leñosas en general se han observado efectos negativos del pastoreo sobre la descomposición (Capítulo 1, Tabla 1.1), mientras en sistemas dominados herbáceas se observan mayormente efectos positivos (Capítulo 1, Tabla 1.2).

Uno de los aspectos que dificulta la identificación de patrones generales es que las evidencias provienen de investigaciones con diferentes protocolos experimentales. En general hay una gran divergencia en los criterios utilizados, por ejemplo para definir los tipos de sustratos de hojarasca, los aspectos del ambiente de descomposición y los tipos de contraste (Capítulo 1). Este trabajo pretende comparar los efectos del pastoreo doméstico sobre el proceso de descomposición de hojarasca en tres biomas contrastantes con un protocolo de experimentos en común, donde la selección de herramientas para confeccionar los mismos siguen un criterio en común aunque conservando la particularidad de cada sistema (ver Capítulo 1). Los tres biomas bajo estudio presentan importantes diferencias macro-climáticas y biogeográficas, todos tienen un componente leñoso dominante y han sufrido la introducción de herbívoros

exóticos hacia fines del siglo XIX: estepa fría del Distrito Occidenta de la Patagonia, arbustal cálido del Monte Central, y bosque templado de *Nothofagus dombeyi* en la Patagonia Norte.

La hipótesis de este trabajo postula que el pastoreo en ecosistemas leñosos desacelera el proceso de descomposición de la hojarasca, a través de cambios en la calidad de broza del componente dinámico de la vegetación y cambios en las condiciones del ambiente. Dicho efecto aumenta en magnitud con la productividad primaria del ecosistema (Capítulos 1 y 4). La productividad primaria neta es una variable integradora que representa diferencias en otros aspectos importantes, que pueden influir directa o indirectamente al impacto del pastoreo. Se predijo que los efectos del pastoreo entre diferentes biomas estarán fundamentalmente mediados por los diferentes cambios relativos en la calidad de la broza del componente dinámico de la vegetación (Capítulo 1), que serán más evidentes en el bosque, que en el arbustal y en la estepa. Los biomas se diferenciarán en menor medida en el impacto del pastoreo mediado por cambios en el ambiente de descomposición (Figura 5.1).



Figura 5.1. Efectos del pastoreo en el reciclado de C y N durante la descomposición de broza entre biomas contrastantes, ordenados en este caso por su Productividad. Los efectos consideran cambios en la vegetación y en las condiciones del ambiente de descomposición, sobre los componentes dinámicos y estáticos de la vegetación en relación a sus cambios con la condición de pastoreo (ver Capítulo 1). Las flechas indican la influencia del pastoreo sobre los componentes del sistema y su grosor representa la magnitud hipotética del efecto.

5.2. MÉTODOS

5.2.1. Sitios de estudio

El estudio se realizó en tres biomas contrastantes, incluyendo la estepa árida fría arbustivo-graminosa de la Patagonia occidental, el arbustal semiárido cálido de *Larrea cuneifolia* (jarillal) en el Monte Central (no se incluyó la comunidad de algarrobal en este estudio) y el bosque templado siempre-verde de coihue (*Nothofagus dombeyi*) del NO de la región andino patagónica. Estos tres ecosistemas representan distintas

Provincias Fitogeográficas: Patagónica, Monte y Subantártica respectivamente (Cabrera 1976). Constituyen áreas con una baja proporción del territorio dedicado a la agricultura extensiva y un grado variable de impacto de la ganadería sobre la fisonomía y composición de la vegetación, lo que les confiere un alto valor de conservación (Mittermeier *et al.* 2003). La ganadería en estos sistemas se introdujo hacia fines del siglo XIX. En la estepa patagónica la principal actividad es la ganadería ovina, mientras que en el Monte Central y en el bosque de *N. dombeyi* predominan los bovinos.

Los tres ecosistemas presentan vegetación leñosa dominante pero pertenecen a tres tipos funcionales muy diferentes, definidos por la magnitud y distribución de la productividad primaria neta (Paruelo *et al.* 2001). Principalmente exhiben diferencias en la magnitud de precipitaciones y temperaturas medias anuales (Estepa: 150 mm/año, 8 °C; Monte: 300 mm/año, 16 °C; Bosque: 2000 mm/año, 8 °C) y en la distribución de precipitaciones, siendo la estepa y el bosque de régimen mediterráneo y el Monte de régimen monzónico. En la estepa el pico de productividad ocurre entre octubre y noviembre, en el Monte entre enero y abril, y en el bosque entre diciembre y febrero. Además, los tres ecosistemas presentan características edáficas contrastantes, ya que corresponden a diferentes órdenes taxonómicos (bosque: Andisoles, Monte: Entisoles, Torriortentes; Estepa: Aridisoles; del Valle 1998). La vegetación de estos ecosistemas se encuentra detallada en los capítulos anteriores (Capítulos 2, 3 y 4).

5.2.2. Diseño experimental

En cada ecosistema se seleccionaron áreas bajo la influencia histórica de ganado ovino (estepa) o bovino (arbustal y bosque) y áreas vecinas libres de pastoreo por más de 27 años. El diseño experimental estuvo restringido por la disponibilidad de áreas de referencia con una historia prolongada sin pastoreo (ver Capítulo 1). En cada sistema se estableció un diseño en bloques que incluían sitios apareados con y sin pastoreo (Estepa y Monte N = 3, Bosque N = 5). Bajo dichos diseños se realizaron los tres tipos de experimentos de descomposición detallados en los Capítulos 1-4, en los que se evaluaron los efectos del pastoreo mediados por la vía vegetación mediante la calidad de broza en los componentes dinámicos en un jardín común (1), los efectos mediados por la vía ambiente, comparando sitios con y sin pastoreo en los componentes estáticos y *Festuca arundinacea* (2) y combinando ambas vías con la descomposición *in situ* en trasplantes recíprocos de los componentes dinámicos en ambientes con y sin pastoreo. La carga histórica aproximada de herbívoros domésticos fue en la Estepa de 0,13 UG/ha, en el Monte 0,08 UG/ha, y en el Bosque menores a 0,08 UG/ha, sin contar el ganado ilegal y asilvestrado (ver Capítulos 2-4). Si bien los valores de carga mencionados fueron relativizados a unidades ganaderas, no son comparables ya que los tres ecosistemas difieren tanto en la especie de herbívoro y su hábito de consumo (ramoneo vs. pastoreo), como en los tiempos de permanencia y recurrencia de visita de los animales en los sitios de estudio (continuo vs. estacional) (Oñatibia *et al.* 2015; Guevara *et al.* 1996; Vila y Borrelli 2011). Remitirse a los capítulos 2, 3 y 4 para mayores detalles respecto a los sitios experimentales.

5.2.3. Caracterización de la vegetación y el ambiente

En los Capítulos 2-4 se presenta la descripción detallada de los censos y análisis químicos utilizados para caracterizar los efectos del pastoreo sobre la vegetación; así como las diferentes variables micro-ambientales y del suelo que se utilizaron para caracterizar los efectos sobre el ambiente. Los censos de vegetación en la estepa (no

detallados en el Capítulo 2) se realizaron mediante 2 transectas de 50 m en cada sitio ($N = 6$); se determinó con una vara la presencia y la altura máxima de cada especie en estaciones cada 5 m. Para equiparar los criterios entre los censos de vegetación realizados en los tres ecosistemas se seleccionó para cada uno el grupo de especies del componente dinámico y se calculó la frecuencia y la abundancia relativa de cada especie en cada transecta y sitio. Como estimador de la abundancia relativa se utilizó el producto entre la frecuencia y la altura en la estepa, y la cobertura en 4 m^2 en el arbustal y en el bosque. La cobertura de suelo desnudo se relevó directamente en el arbustal y la estepa, en el bosque se utilizó la cobertura máxima de estratos superpuestos como el 100 % de cobertura y se calculó la proporción de suelo desnudo como la diferencia entre la cobertura vegetal de cada sitio y dicho valor.

La vegetación de los tres ecosistemas se clasificó en componentes estáticos y dinámicos según la descripción en los Capítulos 1-4. El criterio de selección de partes de broza para representar a cada componente en las bolsas de descomposición estuvo restringido por la dinámica de senescencia de cada sistema, la disponibilidad y variabilidad en el tiempo de la broza y su facilidad para manipular el material. Los componentes dinámicos se armaron mediante mezclas que incluyeron las especies y abundancia relativa relevada en los censos, utilizando hojas de material senescente en pie (estepa y arbustal) y hojas recolectadas del suelo (bosque). Los componentes estáticos de la estepa estuvieron representados por una mezcla de la porción apical de las ramas secas en pie de los arbustos dominantes, en el arbustal por una porción del mantillo de los arbustos y en el bosque por hojas del dosel, los dos últimos recolectados del suelo (para mayores detalles consultar Capítulos 1-4).

5.2.5. Análisis de datos

Para contrastar los patrones de descomposición y reciclado de N en los tres biomas se utilizaron los resultados de los experimentos de jardín común *ex situ* (experimento 1, en el cual se promediaron los tres sustratos locales de cada ecosistema) y de *Festuca arundinacea* descomponiendo en cada bioma (experimento 2, donde se promediaron por bloque los datos de sitios con y sin pastoreo). Los datos se analizaron con análisis de varianza con INFOTEST (Di Rienzo *et al.* 2011). Los datos de los censos de vegetación se compararon con una matriz de distancias Bray-Curtis (paquete de R “vegan” versión 2.3-1, Oksanen 2011), donde se estimó la distancia media entre transectas de sitios apareados con y sin pastoreo (bloques) en cada ecosistema.

Para comparar entre biomas los efectos del pastoreo sobre las distintas variables se realizó un meta-análisis. Se utilizó como variable respuesta el tamaño del efecto del pastoreo, que se calculó como el logaritmo natural de la relación entre la condición con pastoreo y sin pastoreo [$EP = \ln (\text{Con P/Sin P})$] para las distintas dimensiones. Para estimar la varianza de cada réplica de los tres ecosistemas (equivalente a diferentes estudios por ecosistema) se utilizaron los valores de tasa de descomposición (k , año^{-1}) y de N liberado (%) en cada una de las sub-réplicas de los experimentos. Como las sub-réplicas no se encontraban apareadas entre condiciones de pastoreo, se calculó dentro de cada réplica todas las combinaciones posibles de efectos entre sub-réplicas (e.g. para la réplica 1 el efecto entre la sub-réplica con pastoreo 1 vs. la sub-réplica sin pastoreo 1, 2 y 3, así sucesivamente). Los modelos de meta-análisis se realizaron con la función “rma” para modelos mixtos del paquete “metafor” de R (Version: 1.9-7, Viechtbauer 2010; R Development Core Team 2011). El efecto del bioma se agregó como moderador categórico en el estudio y se evaluó con la prueba de hipótesis “omnibus test” (estadístico QM; Viechtbauer 2010).

Los efectos del pastoreo sobre la tasa de descomposición y el N liberado de la broza se analizaron en tres dimensiones: vía vegetación, vía ambiente y la interacción de ambas. Para estimar el efecto del pastoreo mediado por la vía vegetación se comparó la descomposición de los componentes dinámicos originados en áreas sin pastoreo respecto a los originados en áreas pastoreadas. Dicha comparación se realizó tanto para los experimentos de campo como para el jardín común. De manera similar, para evaluar el efecto del pastoreo mediado por la vía del ambiente se comparó la descomposición en ambientes o sitios con pastoreo respecto a ambientes apareados sin pastoreo, tanto para la broza de los componentes dinámicos y estáticos locales de cada bioma como para *Festuca arundinacea*. Para evaluar el efecto del pastoreo sobre la interacción vegetación x ambiente, se evaluó la variación del efecto mediado por la vegetación (calidad de broza) entre ambientes con y sin pastoreo (y viceversa). Respecto a la evaluación de variables ambientales, en los casos que se relevaron en más de una fecha (2-5 fechas), se promediaron los valores para cada sub-réplica.

5.2.6. Descomposición del conjunto de hojarasca de los ecosistemas.

Para aproximar los resultados de las bolsitas de descomposición en los diferentes biomas a la escala de la comunidad completa (Turner *et al.* 1989; Poca *et al.* 2015), se combinó la información de los experimentos de descomposición con la de los censos de vegetación. Los criterios utilizados para realizar los censos de vegetación fueron diferentes, dadas las características distintivas de los sistemas y la disponibilidad de información precedente. Para el arbustal y el bosque se utilizaron los valores de hojarasca recolectada del suelo (incluyendo material muerto en pie de los pastos, en el caso del arbustal, ver metodología en Capítulos 3 y 4). Para la estepa, se realizaron censos de carácter complementario, y dado que no se contaban con estimaciones propias de la biomasa de broza se la estimó indirectamente a partir del producto entre la frecuencia y la altura de cada una de las especies que integraban los sustratos estáticos y dinámicos en los censos de vegetación en pie. Estos resultados se corroboraron con información precedente de biomasa de broza en el mismo sitio de estudio (Oñatibia 2009).

La tasa de descomposición (k , año⁻¹) y el N liberado (%) de la broza de los componentes estáticos y dinámicos en los experimentos 2 y 3 *in situ*, para cada condición de pastoreo y bioma se multiplicaron por la proporción de cada componente (promedio por bioma). Dichos estimadores se denominaron como la tasa de descomposición y el N liberados ponderados (kP y $NlibP$ respectivamente). Dichas variables de ambos componentes (estático y dinámico) se sumaron para estimar la kP y $NlibP$ del conjunto de broza de cada uno de los biomas. No se consideró el trasplante recíproco en este análisis. Siguiendo la descripción anterior (sección 5.2.5), se calcularon los efectos ($\ln(\text{ConP}/\text{SinP})$) de las variables kP y $NlibP$ por sub-réplica tanto para cada uno de los componentes como para la suma de los mismos, y se analizaron como meta-análisis con el paquete metafor.

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Patrones de descomposición entre biomas

La tasa de descomposición de la broza estuvo determinada tanto por el origen del sustrato como por el ambiente de descomposición (Figura 5.2). La broza originaria del

arbustal cálido tuvo una tasa de descomposición el doble de rápida que la de la estepa fría y del bosque templado cuando fueron incubadas en el jardín común (Figura 5.2 a; $F_{2,12} = 27,2$; $p < 0,0001$). Este patrón se correspondió con la menor relación C:N en la hojarasca del arbustal, respecto de los otros dos sistemas (media \pm E. E.; arbustal = $46,95 \pm 0,73$; estepa = $162,45 \pm 8,63$; bosque = $85,37 \pm 0,82$; $F_{2,12} = 137,25$; $p < 0,0001$). Además, cuando se incubó el mismo sustrato (festuca) en los tres biomas, el arbustal presentó las condiciones ambientales que promovieron las tasas de descomposición más altas (Figura 5.2 b; $F_{2,8} = 17,59$; $p < 0,0012$). A pesar de presentar características ambientales marcadamente diferentes, la estepa y el bosque mostraron resultados similares en cuanto a la descomposición de sus sustratos y el potencial de descomposición del ambiente (Figura 5.2 a, b).

El reciclado de N en la broza, estimado como el N liberado de la broza en descomposición, mostró un comportamiento diferente tanto respecto de la calidad de la broza como de los ambientes (Figura 5.2 c y d). La broza originada en el bosque retuvo N al final del experimento de descomposición, mientras que en la estepa hubo liberación de N (Figura 5.2 c). Sin embargo, para el sustrato común (festuca), la liberación de N fue un 74 % mayor en los ambientes de bosque y arbustal que en la estepa (Figura 5.2 d).

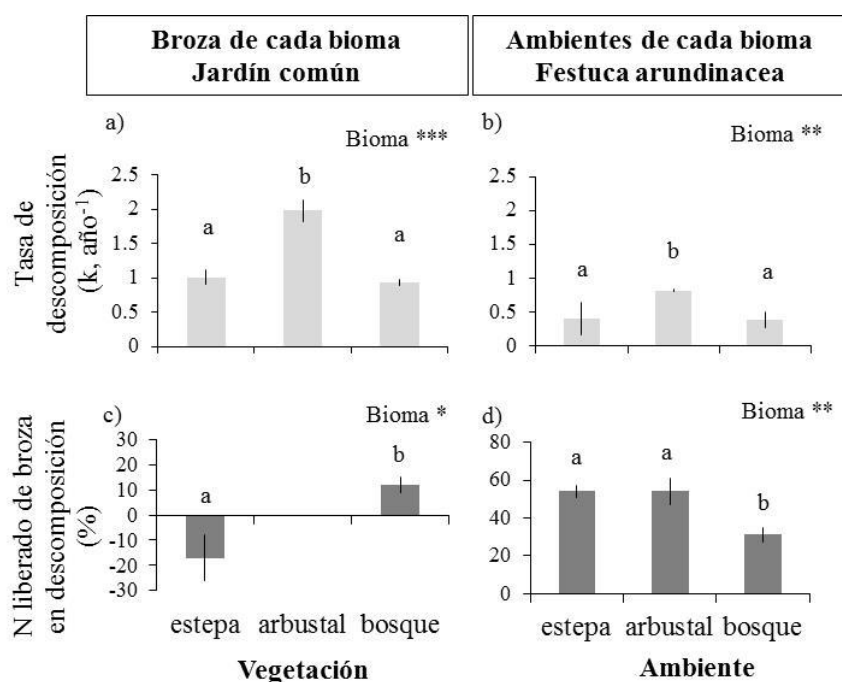


Figura 5.2. Caracterización del funcionamiento de los tres biomas. Las figuras de la izquierda muestran el efecto de la calidad de la broza originada en cada bioma sobre: (a) la tasa de descomposición y (c) el N liberado de la broza en un jardín común (promedio de todos los tipos o de broza originados en cada bioma luego de un año de incubación). El N liberado de la broza del arbustal no se evaluó por una limitación en la cantidad de muestras disponibles en la última fecha de recolección. Las figuras de la derecha muestran el efecto de la calidad del ambiente de descomposición de cada bioma sobre: (b) la tasa de descomposición y (d) el N liberado de la broza de un sustrato común (*Festuca arundinacea*) durante al menos 2 años (promedio de áreas con y sin pastoreo). Los asteriscos muestran el grado de significancia: *** $p < 0,0001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

5.3.2. Efectos del pastoreo sobre la vegetación

Los impactos del pastoreo sobre la composición florística y la calidad de la broza de los componentes dinámicos variaron entre biomas. La distancia florística entre áreas con y sin pastoreo aumentó desde la estepa hacia el bosque, siendo intermedia en el arbustal (Figura 5.3. a). Las diferencias florísticas fueron más evidentes cuando se consideró la abundancia relativa de la especies, que con la presencia/ausencia de las mismas en las muestras. El efecto del pastoreo sobre la composición química de la broza presentó un patrón diferente. El pastoreo incrementó la relación C:N en la broza del componente dinámico de la estepa (83%) y del bosque (11%), respecto de la broza producida sin pastoreo (Figura 5.3 b; $QM_3 = 168,16$; $p < 0,0001$; Capítulos 2 y 4 respectivamente). En cambio, el pastoreo redujo la relación C:N de la broza dinámica en el arbustal, debido a un incremento promedio de 28 % en la concentración de N en la broza de los sitios pastoreados (Figura 5.3 b; Capítulo 3).

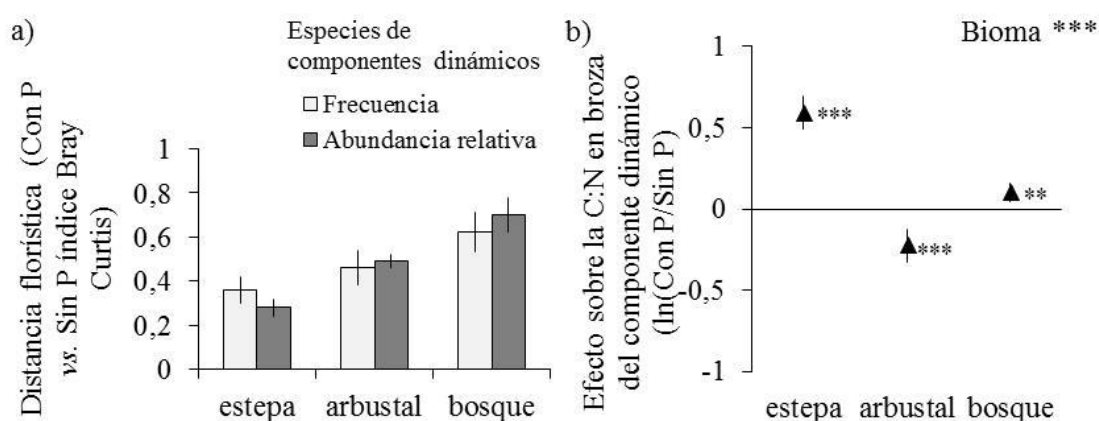


Figura 5.3. Efectos del pastoreo sobre la vegetación de los tres biomas. a) Cambios florísticos entre sitios con y sin pastoreo para cada ecosistema, estimados mediante censos de vegetación en pie. Se muestran los valores promedio y error estándar de la distancia Bray-Curtis calculados con la frecuencia (barras gris oscuro) y la abundancia relativa (barras gris claro) de especies del componente dinámico de la vegetación. b) Efecto del pastoreo sobre la relación C:N en la broza de los componentes dinámicos ($\ln(\text{Con P/Sin P})$). Los triángulos muestran el efecto medio y las barras verticales el intervalo de confianza (95 %). Junto a cada punto se indica el nivel de significancia de los efectos y en el margen superior derecho el efecto bioma: *** $p < 0,0001$; ** $p < 0,01$.

5.3.3. Experimentos de descomposición: efecto del pastoreo mediado por la calidad de broza

El pastoreo generó importantes cambios por la vía vegetación sobre la tasa de descomposición y la liberación de N en la broza, derivados de los cambios que provocó sobre la calidad de broza del componente dinámico (Figura 5.4). El efecto sobre la tasa de descomposición varió significativamente entre biomas (Figura 5.4 a y b) y en general se incrementó hacia el sistema más productivo (bosque). Esas diferencias se observaron tanto bajo las condiciones naturales de cada sistema (Experimento 3; Figura 5.4 a; $QM_3 = 13,94$; $p = 0,003$), como cuando se incubaron todos los tipos de broza en el jardín común (Figura 5.4 b; $QM_3 = 406,48$; $p < 0,0001$). En el experimento de jardín común

(Experimento 1; Figura 5.4 b), el pastoreo no afectó la tasa de descomposición de las broza de los componentes dinámicos originados en la estepa, mientras que tuvo un efecto negativo en los del arbustal y en los del bosque, donde las tasas de descomposición de los componentes dinámicos con pastoreo fueron un 24 y 44 % menores que las de los componentes dinámicos sin pastoreo. En los experimentos *in situ* (Experimento 3; Figura 5.4 a), no se observó un efecto de la calidad de broza en las tasas de descomposición de la estepa y del arbustal, y se observó un efecto negativo en el bosque, donde el componente dinámico con pastoreo se descompuso un 35 % más lentamente que el componente dinámico sin pastoreo (valor promedio efecto vegetación en ambientes con y sin pastoreo, ver Capítulo 4).

El efecto del pastoreo por la vía vegetación (calidad de broza) sobre el N liberado de la broza presentó un patrón diferente entre biomas, comparado con el efecto sobre la tasa de descomposición. El pastoreo disminuyó la liberación de N de la broza del componente dinámico tanto en el bosque como en la estepa, mientras que no tuvo efecto en el arbustal (Figura 5.4 c y d). Este patrón se repitió tanto bajo condiciones naturales ($QM_3 = 9,83$; $p = 0,02$), como en el jardín común ($QM_2 = 285,28$; $p < 0,0001$), aunque la magnitud fue mayor en el último. No se encontró un efecto significativo del pastoreo sobre la liberación de N de la broza del componente dinámico del arbustal bajo condiciones naturales (Figura 5.4 c; la liberación de N no fue evaluada para el arbustal en el jardín común por la escasa cantidad de muestra remanente al final del experimento).

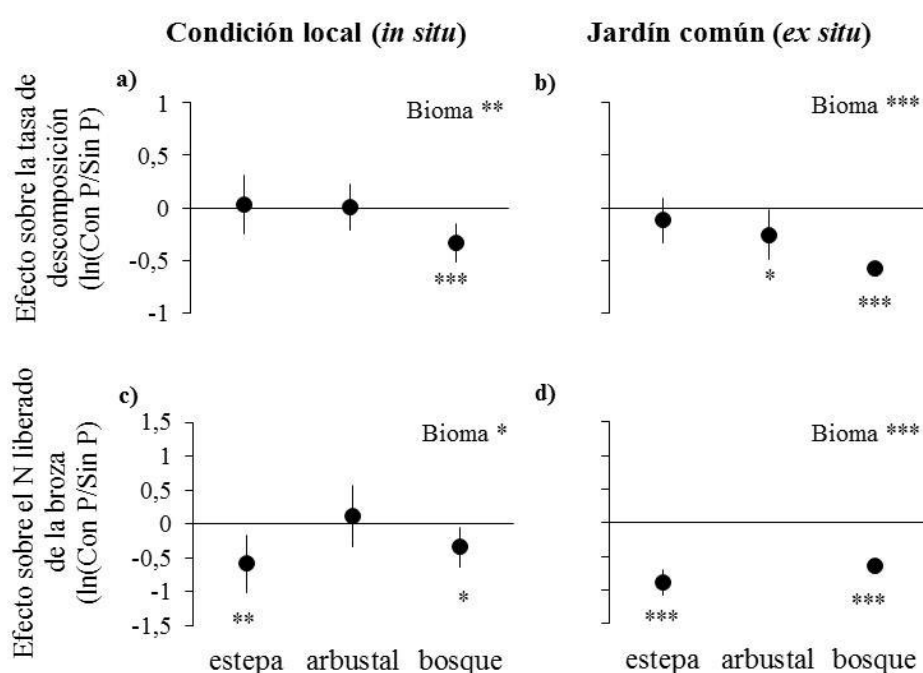


Figura 5.4. Efecto del pastoreo mediado por la vía vegetación a través de cambios en la calidad de broza del componente dinámico (con pastoreo vs. dinámico sin pastoreo) sobre la tasa de descomposición (a y b) y el N liberado de la broza en descomposición (c y d), en los experimentos locales en cada bioma (a y c) y en el experimento de jardín común (b y d). Los círculos muestran el efecto medio y las barras verticales el intervalo de confianza (95 %). Cuando los efectos son significativos se indica el nivel de significancia con asteriscos junto a cada punto. En el margen superior derecho de cada figura se muestra el efecto bioma en la respuesta. Los asteriscos muestran el grado de significancia: *** $p < 0,0001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

5.3.4. Efecto del pastoreo sobre las condiciones ambientales

Los efectos del pastoreo sobre las condiciones del ambiente fueron variables entre biomas y factores considerados (Figura 5.5). Especialmente se observaron efectos diferentes entre biomas sobre la cobertura de suelo desnudo (Figura 5.5 a; $QM_3 = 21,40$; $p < 0,0001$) y sobre el stock de N en el suelo (Figura 5.5 f; $QM_3 = 26,91$; $p < 0,0001$). Los biomas se diferenciaron menos en los efectos sobre la densidad aparente (Figura 5.5 d; $QM_3 = 10,81$; $p = 0,013$) y la humedad del suelo (Figura 5.5 b; $QM_3 = 11,80$; $p = 0,0081$). En los tres biomas fueron bajos o imperceptibles los efectos sobre la temperatura del suelo (Figura 5.5 c; $QM_3 = 5,45$; $p = 0,14$) y en el stock de C del suelo (Figura 5.5 e; $QM_3 = 7,11$; $p = 0,069$).

Los mayores cambios sobre las condiciones ambientales se observaron en el bosque, donde el pastoreo incrementó un 82 % la cobertura de suelo descubierto (calculada en este caso a partir de la cobertura de vegetación de sotobosque, ver sección 5.2.3) y un 103 % el stock de N en el suelo (Capítulo 4). Este último efecto reflejó el incremento del 123 % en la densidad aparente del suelo bajo pastoreo (Figura 5.5 d). Los suelos del bosque presentaron en promedio un 8,74 y 0,29 % de C y N total, respectivamente, y fueron equivalentes en áreas con y sin influencia del pastoreo (Capítulo 4). También se observó un leve aumento en la temperatura del suelo del bosque, que se incrementó en promedio 1,64 °C ($z = 2,10$; $p = 0,0362$; Figura 5.6 c). El pastoreo no modificó la humedad ($z = -1,1$; $p = 0,27$) ni el stock de C del suelo en el bosque ($z = 1,26$; $p = 0,21$).

El pastoreo en el arbustal representó una situación intermedia de cambio ambiental (respecto de la estepa y el bosque). En los sitios con (vs. sin) pastoreo la cobertura de suelo desnudo incrementó un 43 % ($z = 2,49$; $p = 0,0129$), y la humedad del suelo fue un 34 % mayor ($z = 32,50$; $p = 0,0012$; Capítulo 3). También se observó que el stock de C en los suelos con pastoreo era en promedio un 27 % mayor que los suelos sin pastoreo ($z = 23,12$; $p = 0,0208$). Los suelos de la comunidad de jarillal presentaron en promedio un 0,67 % de C total y su concentración no se vio modificada por la condición de pastoreo (Capítulo 3). No se observaron cambios en la densidad aparente ($z = -0,09$; $p = 0,93$), ni en la temperatura del suelo del arbustal ($z = 0,79$; $p = 0,43$). En la estepa el pastoreo redujo levemente la concentración de C y N total en el suelo (11 y 14 % menor que áreas clausuradas), cuyos valores promedio fueron 0,5 y 0,065 %, respectivamente (Capítulo 2). No se observaron efectos del pastoreo en el stock de C y N (Figura 5.5 e y f), ni en la cobertura de suelo desnudo, humedad, temperatura o densidad aparente del suelo (Figuras 5.5. a-d). No obstante en términos absolutos se observó un incremento del 7 % en la densidad aparente del suelo de la estepa asociado al pastoreo ovino ($p = 0,022$; ver Capítulo 2).

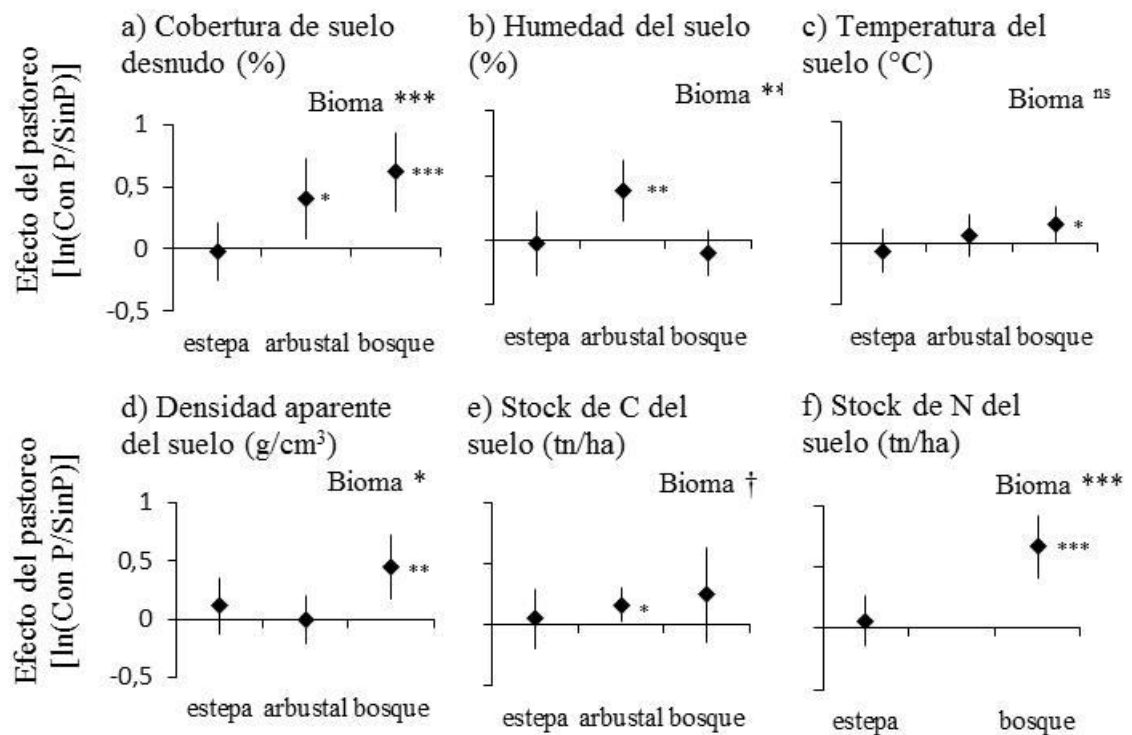


Figura 5.5. Efecto del pastoreo [ln(Con P/SinP)] sobre diferentes variables indicadoras de las condiciones ambientales locales: a) cobertura de suelo desnudo (%); b) humedad gravimétrica del suelo (%; 0,10 cm); c) temperatura del suelo (°C); d) densidad aparente del suelo (g/cm³, 0-10 cm); d y e) Stock de C y N en el suelo respectivamente (tn/ha, 0-10 cm). Los rombos muestran el efecto medio y las barras verticales el intervalo de confianza (95 %). Cuando los efectos son significativos se indica el nivel de significancia con asteriscos junto a cada punto. En el margen superior derecho de cada figura se muestra el efecto bioma en la respuesta. *** $p < 0,0001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; † $p < 0,1 > 0,05$; ns $> 0,1$.

5.3.5. Experimento de descomposición: efecto del pastoreo mediado por las condiciones del ambiente

En general, no se observaron efectos significativos del pastoreo sobre la descomposición y la liberación de N en la broza mediados por el ambiente (Figura 5.6, $QM_3 > 5,00$; $p > 0,05$). Este patrón general fue independiente de los sustratos de broza evaluados (dinámicos y estáticos locales o *Festuca arundinacea*). Los únicos efectos observados fueron para el arbustal; el pastoreo en este sistema tuvo un leve efecto positivo (i.e. acelerador) sobre la tasa de descomposición de Festuca (Figura 5.6 c) y, por otro lado, incrementó la liberación de N del componente estático del arbustal ($z = 3,07$; $p = 0,0021$), lo que generó una diferencia con los otros biomas (Figura 5.6 e, $QM_3 = 10,48$; $p = 0,0149$).

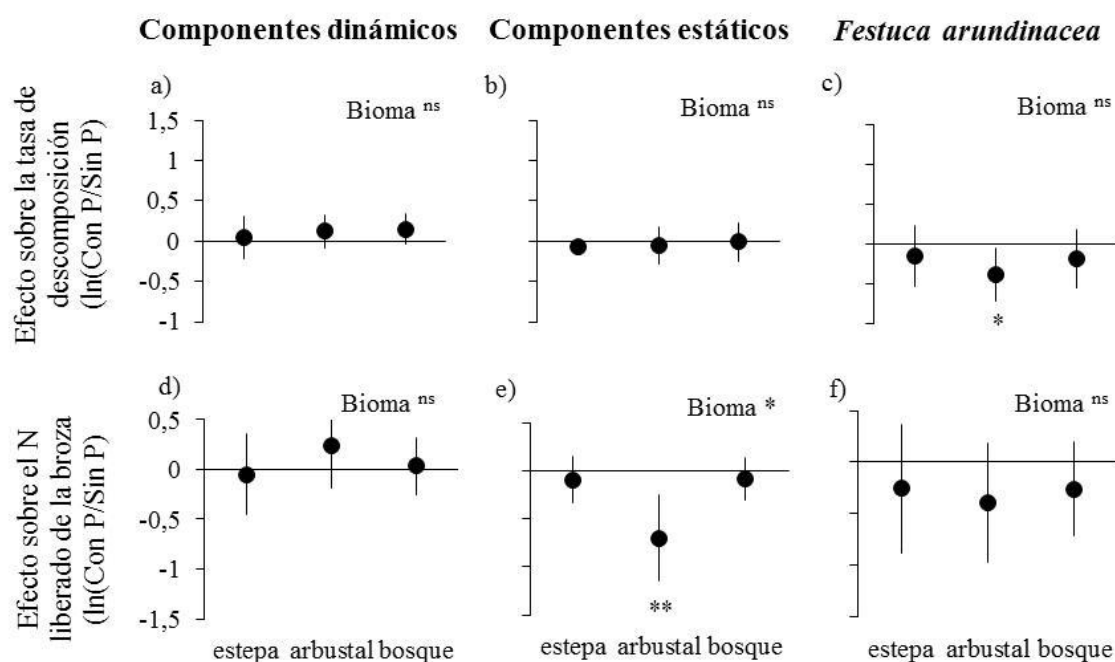


Figura 5.6. Efecto del pastoreo mediado por cambios en las condiciones del ambiente (pares con pastoreo vs. sin pastoreo) sobre la tasa de descomposición (a, b, c) y el N liberado de la broza en descomposición (d, e, f), para los sustratos locales de componentes dinámicos (a y d) y estáticos (b y e) de cada ecosistema, y para *Festuca arundinacea* (c y f) como exógeno a todos los ecosistemas. Los círculos muestran el efecto medio y las barras verticales el intervalo de confianza (95 %). Cuando los efectos son significativos se indica el nivel de significancia con asteriscos junto a cada punto. En el margen superior derecho de cada figura se muestra el efecto bioma en la respuesta. ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ns $> 0,05$.

5.3.6. Efecto del pastoreo mediado por la interacción de cambios en la vegetación y el ambiente

No se observaron efectos del pastoreo sobre la tasa de descomposición o el N liberado en la broza del componente dinámico que fueran atribuibles a una interacción, ya fuera sinérgica o antagónica, entre los cambios en la calidad de la broza y el ambiente en ninguno de los tres biomas (Figura 5.7). Dicho resultado fue corroborado analizando el ajuste modelo con y sin el término interacción mediante la prueba de verosimilitud o *likelihood ratio test* (LRT, Tasa de descomposición: $LRT_5 = 10,39$; $p = 0,595$; N liberado de broza: $LRT_5 = 0,04$; $p = 0,98$).

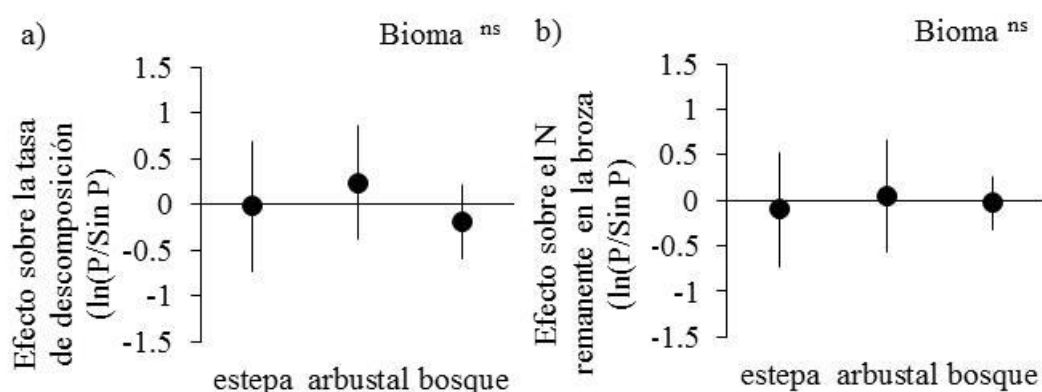


Figura 5.7. Efecto del pastoreo sobre la interacción de efectos mediados por la vegetación (calidad de broza) y el ambiente en la tasa de descomposición (a) y el N liberado en la broza de componentes dinámicos en descomposición (b). Los círculos muestran el efecto medio y las barras verticales el intervalo de confianza (95 %). En el margen superior derecho de cada figura se muestra el efecto bioma en la respuesta: ^{ns} > 0,05.

5.3.7. Efectos del pastoreo ponderados al conjunto de broza

Los tres biomas difirieron en las proporciones de los componentes estáticos y dinámicos en la broza (Tabla 5.1). En ausencia de pastoreo, el arbustal presentó una mayor proporción (en peso seco) del componente estático respecto de la estepa y el bosque, cuya composición fue equitativa entre ambos tipos de componentes. En el bosque el pastoreo incrementó en forma importante la proporción del componente estático en la mezcla, mientras que en la estepa y el arbustal no hubo cambios importantes en las proporciones de los dos componentes asociados al pastoreo.

El pastoreo generó cambios en la tasa de descomposición (kP) y el N liberado de la broza en descomposición (NlibP) cuando fueron ponderados por las proporciones de los componentes estático y dinámico (Figura 5.8). A nivel general, el efecto sobre la kP del componente estático fue creciente con la productividad del sistema, dado que fue levemente negativo en la estepa, neutro en el arbustal y positivo el bosque (Figura 5.8 a; $QM_3 = 21,67$; $p < 0,0001$); en este último la kP promedio bajo pastoreo fue un 45 % mayor que en la condición sin pastoreo. Por otro lado, el efecto sobre el componente dinámico presentó la tendencia inversa, pasando de un efecto neutro en la estepa,

marginalmente negativo en el arbustal y negativo en el bosque, siendo la kP un 36 y 75 % menor bajo pastoreo respectivamente (Figura 5.8 b; $QM_3 = 43,89$; $p < 0,0001$).

En el caso de los efectos sobre el NlibP se observó un patrón similar (Figuras 5.8 d-e). El efecto sobre el NlibP del componente estático fue de neutro en la estepa a negativo en el arbustal y el bosque (Figura 5.8 d; $QM_3 = 28,23$; $p < 0,0001$); siendo en los últimos la liberación de NlibP bajo pastoreo respectivamente un 8 y 46 % menor que en condiciones sin pastoreo. El efecto sobre el componente dinámico fue negativo en la estepa (26 % menor bajo pastoreo) y positivo en el arbustal y en el bosque, donde se liberó respectivamente un 5 y 28 % más NlibP bajo pastoreo (Figura 5.8 e; $QM_3 = 24,07$; $p < 0,0001$).

Como resultante de dichos patrones, no se observaron efectos del pastoreo sobre la kP y el NlibP a nivel del conjunto de broza en ninguno de los biomas (kP: Figura 5.8 c; $QM_3 = 0,46$; $p = 0,93$; NlibP: Figura 5.9 f; $QM_3 = 3,89$; $p = 0,27$). No obstante, en términos absolutos se observó que el pastoreo redujo un 43 % la liberación de NlibP en la broza de la estepa (lme, $F_{1,20} = 22,90$; $p < 0,0001$).

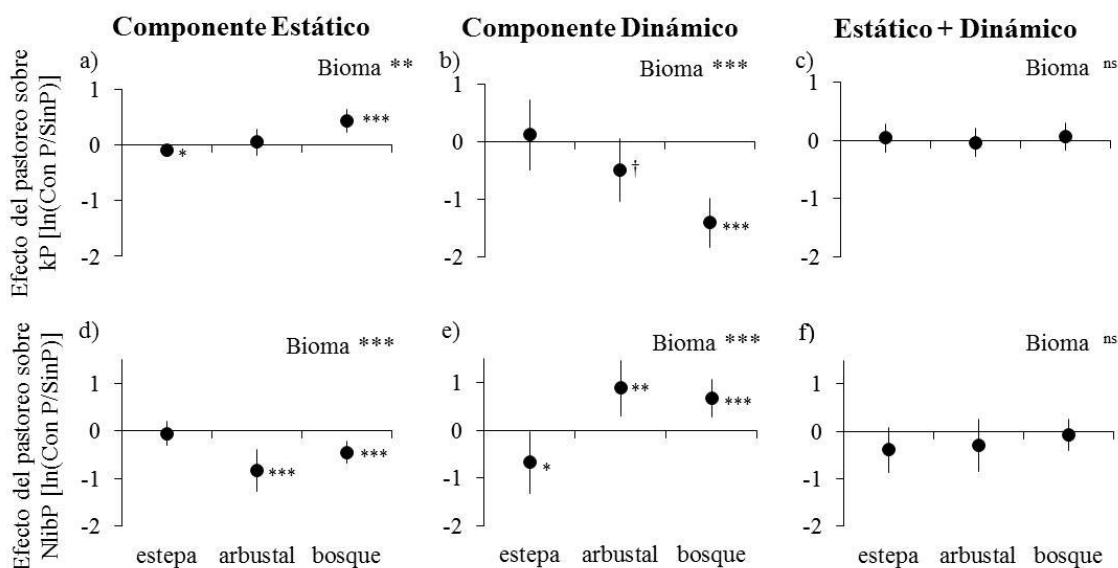


Figura 5.8. Efectos del pastoreo sobre la tasa de descomposición ponderada al conjunto de hojarasca (kP, a, b, c) y el N liberado de la broza ponderado (NlibP, d, e, f), para los componentes estáticos (a y d) y dinámicos (b y e) en la comunidad en cada bioma. En los paneles de la derecha (c y f) se muestran los efectos del pastoreo sobre el conjunto de broza de cada bioma, estimados como la suma de los kP (y NlibP) de los componentes estáticos y dinámicos bajo el supuesto de aditividad. Los círculos muestran el efecto medio y las barras verticales el intervalo de confianza (95 %). Cuando los efectos son significativos se indica el nivel de significancia con asteriscos junto a cada punto. En el margen superior derecho de cada figura se indica si hubo diferencias significativas entre biomas. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; † $p < 0,1 > 0,05$; ns $p > 0,1$.

Tabla 5.1. Proporción de los componentes dinámicos y estáticos en la hojarasca de los tres biomas, en presencia y ausencia de pastoreo histórico.

Componente	Condición	estepa *	arbustal	bosque
Estático	Sin Pastoreo	0,53 ± 0,08 a	0,80 ± 0,08 a	0,59 ± 0,03 b
	Con Pastoreo	0,51 ± 0,01 a	0,89 ± 0,07 a	0,86 ± 0,02 a
Dinámico	Sin Pastoreo	0,47 ± 0,08 a	0,20 ± 0,08 b	0,41 ± 0,03 b
	Con Pastoreo	0,49 ± 0,01 a	0,11 ± 0,07 b	0,14 ± 0,02 c
Anova				
	Pastoreo	F _{1,6} = 0,00; p > 0,99	F _{1,6} = 0,00; p > 0,99	F _{1,12} = 0,00; p > 0,99
	Componente	F _{1,6} = 0,29; p = 0,61	F _{1,6} = 62,16; p = 0,0002	F _{1,12} = 30,87; p = 0,0001
	Past. x Comp.	F _{1,6} = 0,2; p = 0,67	F _{1,6} = 0,91; p = 0,38	F _{1,12} = 11,52; p = 0,0053

Notas: Los datos del bosque y el arbustal provienen de censos de broza donde se estimó el peso seco de cada componente. En el caso de la estepa se utilizó el producto entre la frecuencia y la altura de cada componente como estimador de biomasa (*). Las letras indican diferencias significativas entre condiciones de pastoreo y componentes (prueba de Tukey, p < 0,05).

5.4. DISCUSIÓN

El pastoreo presentó efectos desde neutros a negativos (i.e. desaceleradores) en la tasa de descomposición de la hojarasca y en la liberación de N durante la misma en los biomas leñosos evaluados. En general dichos efectos estuvieron asociados a los cambios en la composición del componente dinámico de la comunidad vegetal y, en consecuencia, en la calidad de la broza para los descomponedores. Los cambios en la tasa de descomposición fueron más importantes en el bioma de bosque, mientras que para el reciclado de N en la broza lo fueron en la estepa. En cambio, no se observaron efectos del pastoreo que fueran mediados por cambios en las condiciones ambientales del sitio. En general, estos efectos se diluyeron al ponderar los impactos para el conjunto de broza a nivel de ecosistema, bajo el supuesto de aditividad de efectos entre componentes dinámicos y estáticos. Estos resultados, bajo los criterios evaluados, remarcarían la importancia de la vegetación leñosa estática dominante como factor amortiguador del funcionamiento de estos sistemas.

5.4.1. Efectos del pastoreo por la vía de la vegetación

Tanto en la estepa como en el bosque el pastoreo redujo la calidad (relación C:N) de la broza de los componentes dinámicos de la vegetación, y contrariamente en el arbustal se observó un efecto positivo en la calidad aunque de baja magnitud (Figura 5.3). Este cambio se relacionó con una menor tasa de descomposición y una menor liberación de N del componente dinámico del bosque, tanto en condiciones locales como en el jardín común (Figura 5.4). Los cambios de calidad del componente dinámico en el bosque se asociarían a la selección de leñosas con hojas tiernas por los animales y un incremento en la abundancia relativa de hojas de mayor dureza en el mantillo de hojarasca (Pastor y Cohen 1997; Wardle *et al.* 2002; Capítulo 4). Dichos caracteres foliares suelen estar asociados a tasas de descomposición más lentas (Grime *et al.* 1996; Pérez-Harguindeguy *et al.* 2000).

En la estepa los cambios observados en la relación C:N del componente dinámico no se relacionaron con la tasa de descomposición, tanto *in situ* como en el jardín común.

Sin embargo, se observó una inesperada y marcada disminución de la liberación de N durante la descomposición en la hojarasca del componente dinámico de la comunidad pastoreada, respecto de la no pastoreada. Posiblemente las tasas de descomposición en la estepa resulten menos sensibles al rango de variaciones de calidad en la broza que provoca el pastoreo, que según se planteó en la hipótesis de este capítulo, se encuentra restringido por el pool de especies reducido y la predominancia de caracteres con adaptaciones a la aridez, y por lo tanto con rasgos similares (Adler *et al.* 2004, ver Capítulo 1). Sin embargo, la dinámica de N durante la descomposición pareciera ser más sensible a las diferencias en el contenido de N en la hojarasca (Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008; Bosco *et al.* 2016; Capítulo 2).

En el caso del arbustal, en el jardín común se observó un efecto negativo en la tasa de descomposición, concordando con estudios de sistemas similares (Moretto *et al.* 2001; Carrera y Bertiller 2013). Sin embargo dicho efecto no se observó *in situ*; tampoco se vieron cambios en el reciclado de N a pesar de la menor relación C:N de la broza dinámica con pastoreo. Es posible que las altas tasas de descomposición del arbustal cálido, dadas tanto por sus características ambientales, tanto edáficas como fisonómicas (Figura 5.2), diluyan los efectos del pastoreo sobre la calidad de los sustratos (Capítulo 3). En coincidencia, en otros sistemas monzónicos también se han observado pocos efectos del pastoreo (Giese *et al.* 2009; Vaieretti *et al.* 2013; Wang *et al.* 2015). A nivel general, puede decirse que cuando se hicieron perceptibles los efectos del pastoreo sobre la composición química y florística de las comunidades vegetales dinámicas de los ecosistemas evaluados, se observó una desaceleración en la descomposición y/o del reciclado de N durante la misma. Por lo tanto, dichos impactos del pastoreo podrían tener repercusiones en el funcionamiento de estos ecosistemas (Parton y Cohen 1997; Badgett y Wardle 2003; Cotrufo *et al.* 2015).

5.4.2. Efectos del pastoreo por la vía de las condiciones del ambiente

Como tendencia general, el efecto del pastoreo sobre las condiciones del ambiente se incrementó con la productividad del ecosistema, haciéndose más evidentes los cambios en el bosque e imperceptibles en la estepa (Figura 5.5). No obstante, las diferencias no se manifestaron en la descomposición ni en la liberación de N en la broza, ya que no se observaron efectos del pastoreo ni en la estepa ni en el bosque. Esto fue consistente para todos los sustratos de broza evaluados (Figura 5.6). Estos resultados no concuerdan con varios estudios donde se observan los efectos del pastoreo mediados por la calidad del ambiente, que tanto en sistemas leñosos como herbáceos reportan efectos aceleradores y desaceleradores sobre la descomposición, aunque no se han hallado evidencias para los mismos tipos de ecosistemas de este estudio (Capítulo 1, Tablas 1.1 y 1.2). Considerando los estudios donde además se reportan cambios en las propiedades del suelo, la aceleración de la descomposición se observó junto con incrementos en la concentración de N mineral en el suelo (Garibaldi *et al.* 2007), o en la temperatura del mismo (Olofsson *et al.* 2004); mientras que los efectos desaceleradores se observaron junto a reducciones en la actividad o diversidad biológica de los suelos (Stark *et al.* 2000, 2010; Lindsay y Cuhningham 2009; Chillo y Ojeda 2014), y en la mineralización neta de N en el suelo (Stark *et al.* 2000). Si bien a nivel general en el arbustal no se detectó un efecto importante del pastoreo sobre el proceso de descomposición mediado por las condiciones del ambiente, los patrones difirieron según el sustrato de broza considerado, tal como reportan otros estudios en sistemas similares (Olofsson y Oksanen 2002; Vaieretti *et al.* 2010; Lindsay y Cuhningham 2009).

La ausencia o inconsistencia de efectos del pastoreo mediados por las condiciones del ambiente que se observó en los tres biomas puede asociarse a diversas causas. Una de ellas es el rol del componente estático de la vegetación como estabilizadora de la estructura y funcionamiento en este tipo de ecosistemas (Grime 1998; Ellison *et al.* 2005), que podría haber atenuado los impactos micro-climáticos del pastoreo. Este grupo de especies se vuelve especialmente importante cuando presentan características funcionales marcadamente diferentes respecto al resto de las especies sub-dominantes (Walker *et al.* 1999; Díaz y Cabido 2001). Otro motivo podría asociarse a la carga de herbívoros en los sistemas estudiados, que podría representar cargas leves de pastoreo respecto a otros estudios (Olofsson y Oksanen 2002; Garibaldi *et al.* 2007; Stark *et al.* 2010). La incorporación de gradientes de intensidad de pastoreo resulta altamente informativa en este sentido (Olofsson y Oksanen 2004; Fornara y Du Toit 2008; Chillo y Ojeda 2014).

También es posible que los efectos nulos sean el resultado de múltiples efectos con signos opuestos, que se cancelan entre sí debido a la integración de efectos simultáneos y variados sobre las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo (Bardgett y Wardle 2003). Es decir, es posible que los cambios ocurran a una escala de mayor detalle de la que se consideró en este estudio, o en diferentes dimensiones espaciales y temporales de los procesos, o del grupos de organismos involucrados (Wardle *et al.* 2001; Bradford *et al.* 2016). Por ejemplo, probablemente los cambios ambientales del pastoreo puedan hacerse más fácilmente perceptibles si se utilizara broza de mayor calidad que la de los sustratos incluidos en estos estudios. No obstante, en general ha resultado difícil identificar generalizaciones sólidas de los efectos del pastoreo en las variables ambientales de diferentes ecosistemas (Wardle *et al.* 2001; Piñeiro *et al.* 2010; Schrama *et al.* 2013; Stark *et al.* 2015). Por lo tanto, es necesario a futuro indagar en mayor detalle en los efectos del pastoreo sobre el ambiente, por ejemplo separando los cambios en factores bióticos y abióticos (Schrama *et al.* 2013; Stark *et al.* 2015; Wang *et al.* 2015).

5.4.3. Efectos del pastoreo mediados por la interacción vegetación x ambiente

Otra observación consistente en este estudio fue que no se detectaron interacciones significativas de los efectos mediados por la vegetación a través de cambios en la calidad de broza y por cambios en el ambiente de descomposición en ninguno de los biomas evaluados (Figura 5.7). Ello sugeriría la ausencia de una asociación co-evolutiva entre las comunidades del suelo y la broza depositada en los distintos biomas, ambos asociados a la presencia o no de pastoreo (“home field advantage”; Gholz *et al.* 2000). Continuando con la discusión planteada en el Capítulo 4, en general los cambios del pastoreo en la composición de los componentes dinámicos de los tres ecosistemas evaluados estuvieron principalmente representados por variaciones en la abundancia relativa de las especies, y no de la lista total de las mismas (Capítulos 2-4). Puede que el cambio en la calidad de la broza que genera el pastoreo tenga un efecto más importante sobre los organismos del suelo que el origen de las mismas (Freschet *et al.* 2012; Veen *et al.* 2015). También es posible que el grano de análisis considerado al comparar sitios con y sin pastoreo, resulte muy grueso para la percepción de afinidad por microorganismos del suelo (Ayres *et al.* 2009; Vivanco y Austin 2008). A su vez, especialmente en el bosque y el arbustal, la dominancia del componente estático que se deposita en el suelo en estos sistemas (Barantal *et al.* 2011), y sobre las bolsitas de descomposición con los distintos tipos de broza a lo largo del

experimento, podrían haber homogeneizado los recursos para los organismos del suelo y diluido posibles efectos de afinidad.

La influencia de los impactos antrópicos sobre las interacciones biológicas de los ecosistemas es un área de gran interés para ecología, y la alta complejidad que representa su estudio representa un gran desafío (Frestchet *et al.* 2012; Austin *et al.* 2014). La detección de cambios en las interacciones entre descomponedores, la vegetación y el ambiente que puede tener un impacto antrópico como la ganadería de herbívoros domésticos puede requerir la integración de estudios con protocolos compatibles en diferentes escalas y dimensiones de análisis. Este tipo de estudios podría contribuir a identificar los umbrales de cambio en la composición e identidad de la vegetación y en el ambiente que tienen o no repercusiones en la función de los descomponedores del sistema y en el proceso de descomposición de la hojarasca.

5.4.4. Efectos ponderados sobre el conjunto de broza y el rol del componente estático

El ejercicio de ponderación realizado da cuenta de la importancia de considerar los diferentes componentes del ecosistema y vías del impacto de perturbaciones antrópicas o naturales sobre el funcionamiento del ecosistema (Turner *et al.* 1989; Poca *et al.* 2015; Hobbie 2015). A su vez, dicha clasificación facilitó la integración de la información entre los distintos biomas (du Toit y Olff 2014). Los resultados variaron completamente al ponderar los efectos sobre el conjunto de broza de diferentes biomas, considerando las proporciones de los componentes estáticos y dinámicos. De este modo el efecto dependerá en parte de la contribución de cada componente a la biomasa total y en parte de la magnitud y dirección de efecto que puede tener el pastoreo en cada uno a través de sus diferentes vías (vegetación y ambiente) a escala más detallada (i.e. bolsas de descomposición).

El efecto del pastoreo sobre el componente estático fue positivo, acelerando la tasa de descomposición ponderada (kP) en el bosque y la liberación de N ponderada (NlibP) en el arbustal y el bosque; y desacelerando la kP en la estepa (Figura 5.8). En el bosque, la mayor descomposición se asociaría al incremento en la abundancia relativa de la hojarasca del componente estático (coihue; Capítulo 4), mientras que en la estepa es posible que se haya remarcado el efecto marginal negativo mediado por la calidad del ambiente (ver Capítulo 2). Las kP del componente dinámico presentaron el mismo patrón que a nivel de las bolsas de descomposición. En el bosque el efecto fue aún más marcado, por la combinación de reducción de la tasa de descomposición y la menor abundancia relativa del componente. En la estepa se conservó el patrón observado sobre el N liberado en las bolsas de descomposición. En el arbustal aparece un efecto promotor en el NlibP, que no fue observado a nivel de las bolsas de descomposición. No obstante dicho resultado coincide con el patrón observado en la relación C:N de la hojarasca (Figura 5.4), que fue menor bajo pastoreo y por lo tanto es esperable una mayor liberación de N durante la descomposición (Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008).

La combinación de efectos positivos y negativos en ambos componentes, bajo un supuesto de aditividad, generó que no se observaran efectos del pastoreo sobre el conjunto completo de broza en ninguno de los biomas (aunque en la estepa a nivel absoluto sí se conservaría el efecto sobre la retención de NlibP, ver Capítulo 2). Este tipo de conclusión demuestra la utilidad de la integración realizada mediante el ejercicio de ponderación. Por un lado, los impactos del pastoreo podrían ser sobre-estimados si no se consideran ambos componentes de la vegetación, y por otro lado, si se

consideraran en conjunto posiblemente no hubieran sido detectables los impactos observados sobre el componente dinámico. La elaboración de protocolos comunes, con criterios que permitan organizar las características distintivas de cada sistema, permite realizar comparaciones en diferentes contextos con un mejor nivel de rigurosidad que mediante simples revisiones de trabajos similares (i.e. meta-análisis con bibliografía). Siguiendo con la discusión planteada en los Capítulos 2-4, las conclusiones de este ejercicio se encuentran condicionadas a los criterios y supuestos utilizados en el estudio (ver metodología). Varios de los aspectos no considerados aquí podrían incrementar nuestra capacidad de interpretar los impactos del pastoreo entre diferentes contextos. A pesar de sus limitaciones, el presente trabajo puede ser un punto de partida importante en estos aspectos.

5.4.5. Variación de efectos entre biomas contrastantes

Los resultados observados a nivel de las bolsas de descomposición sobre la tasas de descomposición, principalmente respecto al efecto mediado por la calidad de broza, siguieron el patrón esperado según la hipótesis planteada en introducción. El efecto del pastoreo fue de neutro en la estepa, el sistema menos productivo, y negativo en el ecosistema más productivo (bosque). Sin embargo, los efectos sobre la dinámica de N en la broza no siguieron dicho esquema, ya que se observaron reducciones en la liberación de N tanto en el bosque como en la estepa, mientras que en el bioma de productividad intermedia (y régimen monzónico) no se observó un efecto (Figura 5.4). Dicha dicotomía en los efectos del pastoreo sobre el flujo de energía y el reciclado de N ha sido observada en otros estudios, pero en general no ha sido considerada con atención. En general las hipótesis respecto al impacto del pastoreo sobre el funcionamiento en distintos sistemas se han concentrado en la productividad primaria neta (Oesterheld *et al.* 1999; Frank *et al.* 2006), en las tasas de descomposición (Bardgett y Wardle 2003; Semmartin *et al.* 2004; Pastor *et al.* 2006), o en la disponibilidad de N en el suelo (Bakker *et al.* 2009; Schrama *et al.* 2013). Si bien estos procesos están estrechamente conectados con el reciclado de N de la broza, sus controles son diferentes (Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008), por lo que los efectos del pastoreo tendrían distintas implicancias. Tal como se discutió en el Capítulo 2, resultaría interesante intensificar las investigaciones en los efectos del pastoreo en el reciclado de N durante la descomposición en distintos ecosistemas.

No obstante lo anterior, nuevamente llama la atención el cambio en el patrón entre ecosistemas cuando se incorporó en el análisis los componentes estáticos y el efecto del pastoreo sobre el mismo mediado por las condiciones del ambiente (Figura 5.8). En este caso, los efectos del pastoreo sobre las variables ponderadas (kP y NlibP) de los componentes estáticos y dinámicos parecieran mostrar un patrón ordenado desde el sistema de menor al de mayor productividad. Los estudios de descomposición en general se han centrado en algunas especies que incrementan o reducen su abundancia con el pastoreo, o bien en el conjunto de broza del sistema sin discriminarlos por grupos funcionales (ver Capítulo 1, Tablas 1.1 y 1.2). Dichos enfoques podrían estar generando sobreestimaciones de los efectos del pastoreo, o bien podrían estar enmascarando efectos sobre la variabilidad de los procesos que ocurre en parte de la comunidad (du Toit y Olff 2014). A su vez, las consecuencias de los cambios en la descomposición de materiales vegetales, sobre el reciclado y almacenamiento de C y nutrientes en el suelo es otro aspecto complejo para el estudio de los impactos sobre el funcionamiento (Castellano *et al.* 2015; Cotrufo *et al.* 2015). Por lo tanto resultaría pertinente intensificar los estudios teniendo en cuenta la conexión de los efectos sobre las

proporciones de los componentes en la vegetación, sus tasas de descomposición, el reciclado de N durante la misma, y los procesos subsiguientes que involucran la actividad de organismos del suelo y la estabilización de C y N en la matriz del suelo.

5.4.6. Conclusiones

Los resultados de este capítulo reafirman que los efectos del pastoreo mediados por la vegetación a través de cambios en la calidad de broza de los componentes dinámicos resultan más predecibles (Wardle *et al.* 2002) que los mediados por las condiciones del ambiente (Wardle *et al.* 2001; Bardgett y Wardle 2003). A su vez, los resultados muestran que los efectos sobre la tasa de descomposición y el reciclado de N pueden estar desacoplados, mostrando patrones y magnitudes diferentes entre biomas contrastantes. Los impactos del pastoreo serían más importantes en el bosque considerando la tasa de descomposición, pero serían más evidentes en la estepa si se considera el reciclado de N. Finalmente, en comparaciones con mayor número y diversidad de sistemas, podría ordenarse a los sistemas no solo por su productividad, sino por el tipo de herbívoros, regímenes de precipitación (monzónicos/mediterráneos), las proporciones de componentes estáticos y dinámicos en la comunidad, y a los impactos bióticos y abióticos en el ambiente y en la vegetación. Este tipo de comparaciones entre condiciones contrastantes, pero organizadas bajo protocolos comunes, puede contribuir información valiosa en el estudio de los controles de los efectos de la herbivoría en diferentes contextos ecosistémicos.

CAPÍTULO VI

DISCUSIÓN GENERAL

6.1. Aportes generales de la tesis en relación al marco teórico

La presente tesis se realizó dentro del marco teórico de las hipótesis que relacionan los impactos del pastoreo con el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (e.g. Milchunas y Lauenroth 1993; Wedin 1995; Bardgett *et al.* 1998; Augustine y McNaughton 1998; Cebrian y Lartigue 2004), y en particular con el proceso de descomposición (Pastor *et al.* 1997, 2006; Bardgett y Wardle 2003). Los modelos disponibles, en general, han identificado que los cambios inducidos por el pastoreo en la vegetación a corto y mediano plazo alteran la calidad de la broza, su velocidad de degradación en el suelo y la cantidad de nutrientes liberados durante la descomposición. En menor grado, también han remarcado que el aporte de deyecciones y los impactos físicos del pastoreo pueden afectar a la comunidad de descomponedores y a los controles abióticos de la descomposición (Schrama *et al.* 2013; Stark *et al.* 2015). Finalmente, algunos trabajos han enfatizado la importancia de considerar el tipo de herbívoro para predecir las consecuencias del pastoreo sobre el reciclado de C y nutrientes en el suelo (Pastor *et al.* 2006; Du Toit y Olff 2014).

Como se discutió en el Capítulo 1, si bien los modelos disponibles han considerado los cambios generados por el pastoreo en la composición de la vegetación y las propiedades ambientales, no han integrado hasta ahora esos efectos con la heterogeneidad o variabilidad interna del sistema (i.e. diferentes parches, diferentes niveles de humedad ambiental) y en diferentes niveles jerárquicos o escalas de detalle (i.e. parches vs. comunidades vs. ecosistemas) (Senft *et al.* 1987; Milchunas *et al.* 1988; Aguiar y Sala 1999; Adler *et al.* 2001; Chaneton 2005; Frank 2006). Las evidencias empíricas al respecto han sido difíciles de integrar por la diversidad de protocolos experimentales, ecosistemas y escalas de observación (ver Tablas 1.1 y 1.2). La presente tesis incorporó estos aspectos (Figura 1.1) y aportó nuevas evidencias para avanzar hacia un modelo conceptual más integral sobre el rol funcional del pastoreo en los ecosistemas.

Los aportes de esta tesis pueden resumirse en tres aspectos. El primero es la evaluación conjunta de las principales vías de impacto del pastoreo: a través de cambios en la vegetación y el ambiente de descomposición, y su interacción. La integración de ambas vías de impacto ha sido poco explorada hasta ahora por los estudios que relacionaron el pastoreo y la descomposición, especialmente en sistemas leñosos (Olofsson y Oksanen 2002; Stark *et al.* 2007). Además, la mayoría de esos trabajos en general han considerado la respuesta al pastoreo focalizando en unas pocas especies y han soslayado los cambios funcionales a escala de la comunidad vegetal en su totalidad y en interacción con su ambiente local.

En esta tesis se estudió una parte de la broza producida por la comunidad completa en los distintos sistemas considerados. Los resultados de los experimentos, en tres biomas contrastantes, mostraron que los efectos del pastoreo mediados por la vegetación a través de cambios en la calidad de la broza producida por el componente dinámico de la comunidad (tanto *in situ* como *ex situ*) fueron más predecibles que los efectos mediados por las condiciones ambientales, evaluados con broza de los componentes estáticos locales y con un sustrato común. En general, dichos efectos limitaron las tasas de reciclado de C y N en el suelo (Figuras 2.3, 3.5, 4.6, 5.4 y 5.6). Notablemente, los posibles efectos del pastoreo por la vía del ambiente de descomposición fueron más variables y de baja magnitud, a pesar de haberse detectado cambios evidentes en propiedades particulares del ambiente de descomposición en todos los sistemas analizados. En cambio, y en contra de lo propuesto por varios autores

(Gholz *et al.* 2000; Austin *et al.* 2014), la interacción entre las vías de efecto por la vegetación y el ambiente fue rara vez estadísticamente significativa y generalmente débil, excepto por algunas evidencias para la estepa patagónica (Figura 2.3) y el bosque andino (Figura 4.7). Estos resultados sugieren que, en parte, los impactos del pastoreo serían mediados por cambios en las relaciones de “afinidad” entre los organismos del suelo y la broza de la comunidad local. Sin embargo, este mecanismo tuvo una magnitud relativa menor que la vía más directa de la vegetación a través de modificar la calidad de la broza depositada por la comunidad vegetal.

El segundo aporte novedoso de esta tesis consistió en la clasificación de la vegetación en componentes “estáticos” y “dinámicos” de acuerdo a la sensibilidad de las especies ante cambios en la presión de pastoreo, especialmente en sistemas con dominancia de leñosas (Capítulo 1, Figura 1.1). El estudio de los efectos en estos dos compartimientos, junto a la caracterización de los cambios del pastoreo sobre la vegetación en los diferentes contextos estudiados, permitió también ponderar los efectos del pastoreo a la escala de comunidad. Dicha ponderación, condicionada a un supuesto de aditividad y un conjunto de criterios tomados en cada caso (ver metodología Capítulos 2-5), permitió realizar una mejor aproximación de los impactos sobre el funcionamiento del ecosistema en distintos contextos y niveles de organización (Figuras 2.4, 3.6, 4.7 y 5.8). Este tipo de extrapolación (Turner *et al.* 1989; Poca *et al.* 2015) en general no ha sido aplicada para estudiar los impactos del pastoreo sobre el proceso de descomposición y reciclado de nutrientes.

Los experimentos mostraron que los componentes estáticos de los tres ecosistemas estudiados presentaron escasa variación en su descomposición como resultado del efecto del pastoreo sobre las condiciones ambientales del sitio. Esa baja sensibilidad de los elementos de broza evaluados del componente estático implicó que, en la mayoría de los casos estudiados, la presencia de esa/s especie/s que conforman dicho componente tuviera un efecto amortiguador de los efectos del pastoreo mediados por la vegetación más dinámica de la comunidad. No obstante, este estudio tomó como supuesto que el pastoreo no afecta la calidad de dicho componente, y también es posible que estos resultados se encuentren condicionados a los criterios que se utilizaron para la selección de los sustratos de descomposición (ver Capítulo 1 sección 1.6). A pesar de ello, estos resultados darían cuenta de la importancia de la conservación de la vegetación leñosa dominante en estos ecosistemas, que constituye la base fundamental de su funcionamiento, ya que otorgaría resistencia al cambio generado por disturbios como el pastoreo (Grime 1998; Ellison *et al.* 2005). Por otro lado, es destacable la utilidad de separar los efectos del pastoreo en diferentes compartimientos con diferente susceptibilidad en las vías de cambio (du Toit y Olff 2014), que a su vez es aplicable a otro tipo de sistemas. Ello permitió observar el papel de los componentes dinámicos, que en el conjunto de hojarasca seguramente hubieran estado enmascarados por la dominancia y baja sensibilidad de los componentes estáticos. En definitiva, este enfoque ha permitido avanzar en la comprensión de los factores que pueden influir sobre la percepción de los efectos del pastoreo en el funcionamiento de diferentes ecosistemas.

El tercer aporte de esta tesis consistió en la evaluación de los efectos del pastoreo en el proceso de descomposición bajo diferentes dimensiones que incluyeron diferentes niveles jerárquicos (e.g. parches-comunidades-biomas), y la consideración de la heterogeneidad biótica y ambiental dentro de los niveles (e.g. parches de diferente cobertura-gradientes de humedad). Se incluyeron estudios bajo el mismo protocolo experimental considerando tres dimensiones (Figura 1.1): (1) la estructura de diferentes parches en las comunidades de sistemas áridos y semiáridos (Capítulos 2 y 3); (2) las

variaciones en la composición y el microambiente entre comunidades dentro de un mismo ecosistema (Capítulos 3 y 4); y (3) las diferencias macroclimáticas y biogeográficas entre tres tipos de biomas contrastantes (Capítulo 5). Como se destacó anteriormente, los modelos y evidencias de descomposición y pastoreo de ungulados en general no han incorporado claramente la variación de los impactos entre contextos y niveles jerárquicos. Aquí se observó que las variaciones generadas por el proceso de descomposición y el reciclado de N fueron, en general, de menor magnitud que la variación natural de esos procesos observada a escala de parche, comunidad o ecosistema (ver secciones 6.2 y 6.3). Estos resultados indicarían que si bien el pastoreo representa un disturbio para los ecosistemas y su funcionamiento, la magnitud del mismo es equivalente a la variabilidad ambiental natural, al menos bajo los niveles de carga de pastoreo aquí estudiados.

6.2. Variaciones de las vías del efecto del pastoreo mediado por el contexto

Para integrar los resultados y comparar la importancia relativa de las vías de efecto del pastoreo (vegetación vs. ambiente) en los diferentes contextos estudiados, se utilizaron los valores del estadístico F obtenidos en el Experimento 3 (trasplantes recíprocos de sustratos dinámicos) (Figura 6.1). Como se remarcó anteriormente, en general, la variación entre unidades de vegetación percibidas en distintos niveles jerárquicos (parches, comunidades, biomas) fue el determinante más importante de las tasas de descomposición, especialmente entre biomas (Figura 6.1 a). La excepción fueron las comunidades del bosque andino, donde los efectos del pastoreo mediados por la vegetación a partir de cambios en la calidad de broza del componente dinámico fueron muy importantes. También en ese sistema se observó una interacción compleja entre los efectos del origen de la broza incubada, la historia de pastoreo del ambiente y la humedad del hábitat (Capítulo 4). Estos resultados apoyan las evidencias globales respecto al control dominante que ejerce el tipo de vegetación sobre las tasas de descomposición (Cornwell *et al.* 2008; Hobbie 2015; Bradford *et al.* 2016). Hasta el momento no se contaba con evidencias que pongan en contexto los efectos del pastoreo en el reciclado de C y N en la broza respecto otros factores ambientales determinados por variaciones climáticas y de estructura de la vegetación.

El efecto de la unidad de vegetación no fue tan importante para explicar las variaciones del N liberado de la broza (Figura 6.1 b). El cambio del pastoreo mediado por la vegetación (calidad de broza) tomó una gran importancia en los experimentos de la Estepa Patagónica (Capítulo 2) y del Bosque Andino Patagónico, y también tuvo un mayor peso en la comparación entre biomas (Capítulo 5). Dicha observación concuerda con la alta dependencia del ciclo de N durante la descomposición con el contenido de N de la broza incubada (Parton *et al.* 2007; Manzoni *et al.* 2008; Bosco *et al.* 2016). Por otro lado, los experimentos del arbustal (Monte) manifestaron una mayor importancia de los efectos del pastoreo mediados por cambios en las condiciones del ambiente, para ambas variables, tanto a escala de parches como de comunidades, aunque con cambios de baja magnitud. En contraste a los otros sistemas, en el arbustal no se observaron efectos del pastoreo mediados por la vegetación (Capítulo 3). Es decir, que la importancia relativa de las vías del impacto del pastoreo en diferentes contextos dependió tanto de la ideosincracia de los sitios evaluados (i.e. bosque y monte), como de la variable respuesta analizada (tasa de descomposición y liberación de N).

Reconectando a la **hipótesis general** planteada en el Capítulo 1, se esperaba que los efectos del pastoreo mediados por la vegetación, a partir de cambios en la calidad de broza, decrecieran en importancia a medida que se incrementara el nivel de detalle considerado, mientras que los efectos mediados por cambios en las condiciones del ambiente se incrementarían. Para examinar rigurosamente esta hipótesis, lo ideal hubiera sido analizar los efectos del pastoreo en varios niveles jerárquicos dentro de cada bioma. Dicho enfoque fue solo estrictamente realizado en el Capítulo 3 (arbustal). No obstante, la integración de la información generada en los diferentes contextos abordados por la tesis permite una evaluación cualitativa razonable del modelo planteado. Por ejemplo, la comparación de los efectos mediados por la calidad de broza varió entre comunidades de bosque (Capítulo 4), entre biomas (Capítulo 5), y entre parches de la comunidad (Capítulo 3). Aunque no presentó un efecto claramente creciente con la escala de comparación (parche a bioma), los resultados indican que la importancia de dicho control presenta una interacción importante con el contexto ambiental en diferentes escalas. Los efectos mediados por los cambios en las condiciones del ambiente en general fueron débiles o ideosincráticos, por lo que no permiten contrastar los patrones predichos por nuestra hipótesis.

En los experimentos del arbustal (Monte), que presentan dos niveles jerárquicos anidados (parches-comunidad), el efecto mediado por las condiciones del ambiente manifestó diferencias entre tipos de parches y comunidades. En general las diferencias fueron mayores entre parches, aunque los efectos fueron de baja magnitud y no se asociaron claramente al cambio de nivel jerárquico (Figuras 3.4 y 3.5). Por otro lado, no pudo observarse un mayor efecto mediado por la calidad de broza (vía vegetación) a nivel de comunidades, ya que dicho efecto no fue significativo en todo el ecosistema (Capítulo 3). Es posible que la mayor importancia de las condiciones del ambiente sobre la calidad de broza, tanto generados por la vegetación como por el pastoreo, se asocie a la ideosincrancia del tipo de sistema de origen mediterráneo (Pérez Harguindeguy *et al.* 2007; Noe y Abril 2008; Vaieretti *et al.* 2013). En la Estepa Patagónica el efecto mediado por la calidad de broza (vía vegetación) tampoco resultó relevante para determinar las tasas de descomposición, aunque sí fue muy importante en regular la cantidad de N liberado de la broza. Esto sugiere que la hipótesis respecto al ciclo de N en la descomposición obedecería a otros mecanismos, donde los cambios en la disponibilidad de N en el suelo y en la broza pueden jugar roles más importantes que cambios en la humedad, radiación o temperatura (Yahdjian *et al.* 2006; Parton *et al.* 2007; Bosco *et al.* 2016, ver discusión Capítulo 2).

6.3. Integración de la vegetación dinámica y estática en distintos contextos

Las tasas de descomposición y el N liberado de la broza integrados a escala de comunidad (kP y NlibP, respectivamente) estuvieron también principalmente controlados por las diferencias entre las unidades de vegetación consideradas en cada contexto de análisis (Figura 6.1 c-d). En la mayoría de los casos, la integración de los resultados redujo, si no eliminó, los efectos parciales del pastoreo sobre algunos componentes, dinámicos o estáticos, de la comunidad de estos sistemas leñosos. Sin embargo, en el caso de la estepa patagónica, los efectos integrados del pastoreo sobre los componentes estáticos y dinámicos representaron un control de las kP y NlibP tan importante como la heterogeneidad espacial de la vegetación. También en el nivel entre biomas el control del pastoreo sobre el NlibP toma relevancia en relación a la variación contextual (Figura 6.1 d). No obstante, vale aclarar que los resultados de estos ejercicios

de ponderación están condicionados a los supuestos de esta tesis, que entre otros incluyen la ausencia de efecto del pastoreo en la calidad del componente estático y la ausencia de interacción entre componentes estáticos y dinámicos durante la descomposición (ver metodologías Capítulos 2-5).

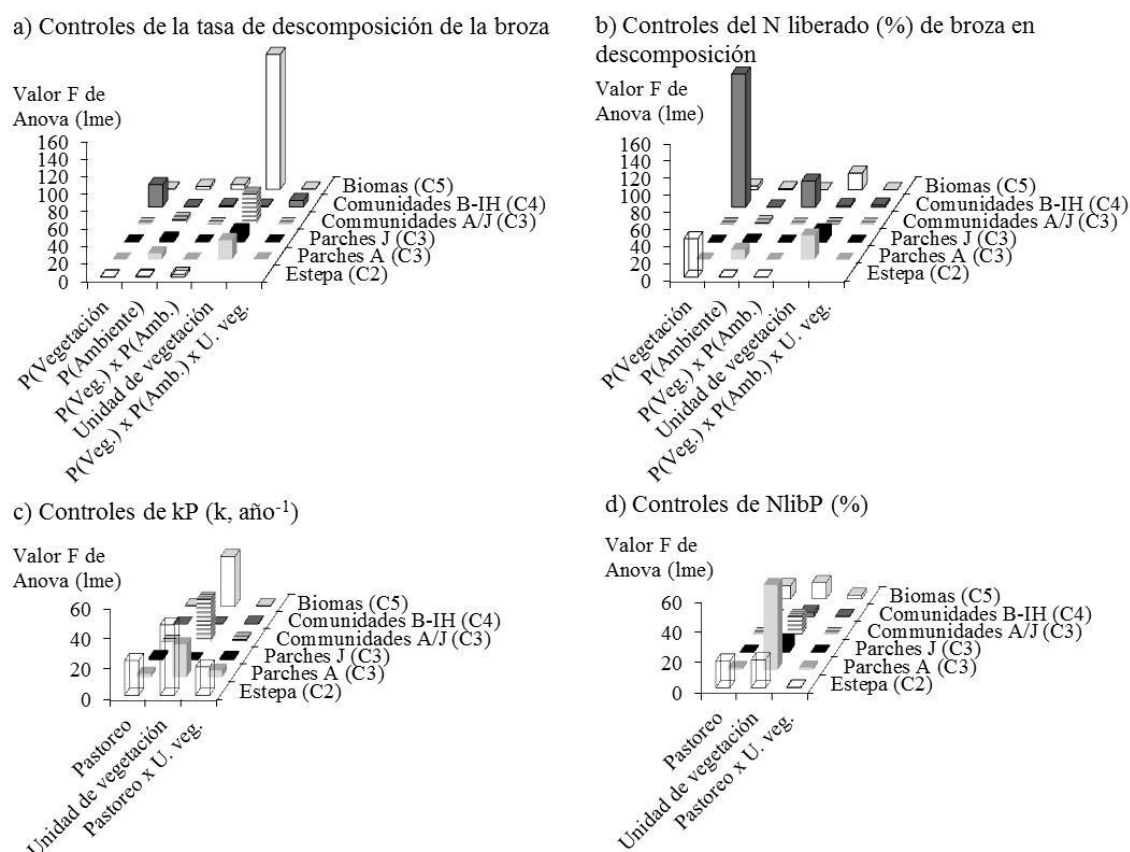


Figura 6.1. Resumen de la magnitud de los efectos fijos (eje x) en los diferentes experimentos y escalas de análisis consideradas en la tesis. (a) Trasplantes recíprocos *in situ* (Experimento 3) para la tasa de descomposición, y (b) para el N liberado de la broza en descomposición. (c) Tasa de descomposición ponderada al conjunto de broza de la comunidad (kP), y (d) del N liberado ponderado a la comunidad (NlibP). Los datos se agrupan los efectos fijos (eje x) de los modelos para las diferentes escalas de variación de la unidad de vegetación, evaluadas en los diferentes capítulos de la tesis (eje z). Para resumir la magnitud de cada factor se utilizó el valor F (eje y) de los análisis de varianza para los diferentes modelos mixtos. Los experimentos de las figuras a y b incluyeron broza de componentes dinámicos y los ambientes con y sin la influencia histórica de pastoreo. Nota: Para los resultados del nivel biomasa (capítulo 5) se realizó un análisis con las variables absolutas (datos no mostrados) para contar con los efectos equivalentes al resto de los capítulos.

6.4. Reflexiones finales

Los resultados de esta tesis mostraron una serie de aspectos que resultaría altamente interesante considerar en futuras investigaciones. Uno de los aspectos más relevantes para la incorporación de información a los modelos que relacionan los efectos del pastoreo con la descomposición (e.g. Bardgett y Wardle 2003), es el estudio en diferentes escalas jerárquicas y contextos contrastantes en su productividad y en la distribución de la misma en el año (monzónicos-mediterráneos). Dicho enfoque debería realizarse con la incorporación de protocolos experimentales comunes, como en redes de investigación. Los protocolos deberían incorporar los efectos en diferentes vías, que incluyan el ambiente biótico y abiótico, y la broza clasificadas por grupos funcionales (du Toit y Olff 2014), por ejemplo por su sensibilidad de cambio composicional como en este caso se utilizaron los componentes estáticos y dinámicos. También debería contemplarse la inclusión de las diferentes partes vegetales que se depositan en el suelo, con diferentes patrones temporales y espaciales, cuya interacción podría resultar importante para el proceso de descomposición.

En general en todos los capítulos se destacó la baja influencia de los efectos mediados por los cambios del pastoreo sobre las condiciones ambientales, que posiblemente se asocie a la gran cantidad de mecanismos que inciden en el mismo. Es necesario explorar con mayor detalle estos efectos, por ejemplo dividiendo los cambios en el ambiente biótico y abiótico (Schrama *et al.* 2013; Stark *et al.* 2015). También se observaron en algunos casos tendencias o efectos significativos de las interacciones entre los cambios del pastoreo sobre la calidad de broza y sobre las condiciones del ambiente, con las condiciones del hábitat (Capítulos 2 y 4). Resulta altamente interesante poder establecer los vínculos entre los cambios que genera el pastoreo con mecanismos como la afinidad de la fauna del suelo, los cuales pueden tener implicancias importantes en cómo funcionan los ecosistemas y cómo cicla la materia (Freschet *et al.* 2012; Austin *et al.* 2014; Veen *et al.* 2015). Dichas exploraciones a su vez deberían tener en cuenta que los diferentes controles de las tasas de descomposición y el reciclado de nutrientes (Yhadjian *et al.* 2006; Pastor *et al.* 2007; de Vries y Bardgett 2016), como en este caso se observó con el nitrógeno, pueden implicar diferentes respuestas e implicancias para el funcionamiento de los ecosistemas.

Este trabajo ejemplifica la utilidad de ponderar los efectos del pastoreo sobre diferentes componentes según su contribución relativa al sistema. Esta aproximación, aunque requiere de información cuantitativa precisa que no siempre estuvo al alcance de esta tesis, permite evaluar las consecuencias funcionales del pastoreo a nivel del ecosistema completo. A futuro, dichos análisis deberían incorporar los efectos sobre otros componentes de los sistemas. Entre ellos se encuentran los cambios en la composición y descomposición de raíces (Semmartin *et al.* 2008; Freschet *et al.* 2013; Smith *et al.* 2014), las variaciones entre micrositios especialmente en ecosistemas áridos y semiáridos (Aguiar y Sala 1999; Frank y Groffman 1998; Vaieretti *et al.* 2013; Capítulos 2 y 3), y la interacción entre los componentes de la hojarasca, incluyendo también otras partes vegetales además de las hojas como ramas y troncos (Hättenschwiler *et al.* 20015; Gessner *et al.* 2010; Freschet *et al.* 2013; Hobbie 2015). Por otro lado, en los últimos años se ha remarcado que comprender la dinámica del subsistema del suelo requiere considerar niveles de complejidad biológica aún mayores. El estudio de los efectos del pastoreo debería entonces considerar los cambios en la formación de la biomasa microbiana y su estabilización en la matriz del suelo en diferentes profundidades (Smith *et al.* 2014; Cotrufo *et al.* 2015; Castellano *et al.* 2015).

También sería muy interesante poder realizar comparaciones entre situaciones con niveles contrastantes de pastoreo y del tipo de herbívoros dominantes. Dicha información puede resultar de alta relevancia para identificar umbrales críticos de impacto y diseñar mejor las estrategias de manejo para la ganadería en ecosistemas naturales. Dada la alta velocidad de generación de tecnologías de producción de alimentos, y por otro lado la demanda de áreas de conservación estrictas, es muy posible que en un futuro a mediano plazo, este tipo de sistemas naturales enfrente planteos de cambio importantes. En dicho contexto se vuelve primordial determinar el grado de impacto de la ganadería en estos sistemas, y los umbrales de manejo que pueden generar una alternativa sustentable de producción. Todo lo anterior indica que es necesario continuar trabajando para generar información que permita elaborar un modelo conceptual completo de la interacción entre el ganado doméstico, la vegetación y el suelo en diferentes ecosistemas naturales.

BIBLIOGRAFÍA

- Abràmoff M.D., Magalhães P.J., Ram S.J. (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics international* 11:36-42.
- Abril A., Barttfeld P., Bucher E. (2005) The effect of fire and overgrazing disturbs on soil carbon balance in the Dry Chaco forest. *Forest Ecology and Management* 206:399-405.
- Adler P.B., Milchunas D.G., Lauenroth W.K., Sala O.E., Burke I.C. (2004) Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology* 41:653-663.
- Adler P.B., Raff D.A., Lauenroth W.K. (2001) The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128:465-479.
- Aerts R. (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship. *Oikos* 79:439-449.
- Aguiar M. R., Sala O.E. (1999) Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14:273-277.
- Alvarez J.A., Villagra P.E., Rossi B.E., Cesca E.M. (2009) Spatial and temporal litterfall heterogeneity generated by woody species in the Central Monte desert. *Plant Ecology* 205:295-303.
- Anderson T.M., Ritchie M.E., McNaughton S.J. (2007) Rainfall and soils modify plant community response to grazing in Serengeti National Park. *Ecology* 88:1191-1201.
- Araujo P.I., Austin A.T. (2015) A shady business: pine afforestation alters the primary controls on litter decomposition along a precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 103:1408-1420.
- Araujo P.I., Yahdjian L., Austin A.T. (2012) Do soil organisms affect aboveground litter decomposition in the semiarid Patagonian steppe, Argentina? *Oecologia* 168:221-230.
- Arriaga L., Maya Y. (2007) Spatial variability in decomposition rates in a desert scrub of Northwestern Mexico. *Plant Ecology* 189:213-225.
- Aschero V., Vázquez D.P. (2009) Habitat protection, cattle grazing and density-dependent reproduction in a desert tree. *Austral Ecology* 34:901-907.
- Asner G.P., Borghi C.E., Ojeda R.A. (2003) Desertification in Central Argentina: Changes in ecosystem carbon and nitrogen from imaging spectroscopy. *Ecological Applications* 13:629-648.
- Assmann J.M., Anghinoni I., Martins A.P., Costa S.E.V.G.d., Kunrath T.R., Bayer C., Carvalho P.C.d.F., Franzluebbbers A.J. (2015) Carbon and nitrogen cycling in an integrated soybean-beef cattle production system under different grazing intensities. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 50:967-978.
- Assmann T.S., de Bortolli M.A., Assmann A.L., Soares A.B., Pitta C.S.R., Franzluebbbers A.J., Glienke C.L., Assmann J.M. (2014) Does cattle grazing of dual-purpose wheat accelerate the rate of stubble decomposition and nutrients released? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 190:37-42.
- Augustine D.J., McNaughton S.J. (1998) Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62:1165-1183.
- Augustine D.J., McNaughton S.J. (2006) Interactive effects of ungulate herbivores, soil fertility, and variable rainfall on ecosystem processes in a semi-arid savanna. *Ecosystems* 9:1242-1256.
- Austin A.T., Ballaré C.L. (2010) Dual role of lignin in plant litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:4618-4622.
- Austin A.T., Méndez M.S., Ballaré C.L. (2016) Photodegradation alleviates the lignin bottleneck for carbon turnover in terrestrial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:4392-4397.
- Austin A.T., Sala O.E. (2002) Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 13:351-360.

- Austin A.T., Sala O.E., Jackson R.B. (2006) Inhibition of nitrification alters carbon turnover in the Patagonian steppe. *Ecosystems* 9:1257-1265.
- Austin A.T., Vitousek P.M. (2000) Precipitation, decomposition and litter decomposability of *Metrosideros polymorpha* in native forests on Hawai'i. *Journal of Ecology* 88:129-138.
- Austin A.T., Vivanco L. (2006) Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation. *Nature* 442:555-558.
- Austin A.T., Vivanco L., González-Arzac A., Pérez L.I. (2014) There's no place like home? An exploration of the mechanisms behind plant litter-decomposer affinity in terrestrial ecosystems. *New Phytologist* 204:307-314.
- Austin A.T., Yahdjian L., Stark J.M., Belnap J., Porporato A., Norton U., Ravetta D.A., Schaeffer S.M. (2004) Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141:221-235.
- Ayres E., Steltzer H., Simmons B.L., Simpson R.T., Steinweg J.M., Wallenstein M.D., Mellor N., Parton W.J., Moore J.C., Wall D.H. (2009) Home-field advantage accelerates leaf litter decomposition in forests. *Soil Biology and Biochemistry* 41:606-610.
- Bakker E., Knops J., Milchunas D., Ritchie M., Olff H. (2009) Cross-site comparison of herbivore impact on nitrogen availability in grasslands: the role of plant nitrogen concentration. *Oikos* 118:1613-1622.
- Barantal S., Roy J., Fromin N., Schimann H., Hättenschwiler S. (2011) Long-term presence of tree species but not chemical diversity affect litter mixture effects on decomposition in a neotropical rainforest. *Oecologia* 167:241-252.
- Baraza E., Zamora R., Hódar J.A. (2010) Species-specific responses of tree saplings to herbivory in contrasting light environments: An experimental approach. *Ecoscience* 17:156-165.
- Bardgett R.D., Wardle D.A. (2003) Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84:2258-2268.
- Bardgett R.D., Wardle D.A., Yeates G.W. (1998) Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 30:1867-1878.
- Barros V.R., Cordon V.H., Moyano C.L., Méndez R.J., Forquera J.C., Pizzio O. (1983) Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén. CONICET, Buenos Aires. pp. 28.
- Bertiller M.B., Marone L., Baldi R., Ares J.O. (2009) Biological interactions at different spatial scales in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 73:212-221.
- Bertiller M.B., Mazzarino M.J., Carrera A.L., Diehl P., Satti P., Gobbi M., Sain C.L. (2006) Leaf strategies and soil N across a regional humidity gradient in Patagonia. *Oecología* 148:612-624.
- Biondini M.E., Manske L. (1996) Grazing frequency and ecosystem processes in a northern mixed prairie, USA. *Ecological Applications*:239-256.
- Bisigato A.J., Bertiller M.B. (1997) Grazing effects on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environments* 36:639-653.
- Bisigato A.J., Villagra P.E., Ares J.O., Rossi B.E. (2009) Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73:182-191.
- Blackhall M., Raffaele E., Veblen T.T. (2008) Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biological Conservation* 141:2251-2261.
- Bosco T., Bertiller M.B., Carrera A.L. (2016) Combined effects of litter features, UV radiation, and soil water on litter decomposition in denuded areas of the arid Patagonian Monte. *Plant and Soil*:1-12.
- Bradford M.A., Berg B., Maynard D.S., Wieder W.R., Wood S.A. (2016) Understanding the dominant controls on litter decomposition. *Journal of Ecology* 104:229-238.

- Bryant J.P., Chapin III F.S., Klein D.R. (1983) Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*:357-368.
- Burke I.C., Lauenroth W.K., Riggle R., Brannen P., Madigan B., Beard S. (1999) Spatial variability of soil properties in the shortgrass steppe: The relative importance of topography, grazing, microsite, and plant species in controlling spatial patterns. *Ecosystems* 2:422-438.
- Cabrera A.L. (1976) Regiones Fitogeográficas Argentinas, in: L. R. Parodi (Ed.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, Editorial Acme, Buenos Aires. pp. 85.
- Cadisch G., Giller K.E. (1997) *Driven by nature: plant litter quality and decomposition*. First edition ed. CABI. 432 pp.
- Carrera A., Bertiller M., Larreguy C. (2008) Leaf litterfall, fine-root production, and decomposition in shrublands with different canopy structure induced by grazing in the Patagonian Monte, Argentina. *Plant and soil* 311:39-50.
- Carrera A.L., Bertiller M.B. (2010) Relationships among plant litter, fine roots, and soil organic C and N across an aridity gradient in northern Patagonia, Argentina. *Ecoscience* 17:276-286.
- Carrera A.L., Bertiller M.B. (2013) Combined effects of leaf litter and soil microsite on decomposition process in arid rangelands. *Journal of environmental management* 114:505-511.
- Carrera A.L., Mazzarino M.J., Bertiller M.B., del Valle H.F., Carretero E.M. (2009) Plant impacts on nitrogen and carbon cycling in the Monte Phytogeographical Province, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73:192-201.
- Castellano M.J., Mueller K.E., Olk D.C., Sawyer J.E., Six J. (2015) Integrating plant litter quality, soil organic matter stabilization, and the carbon saturation concept. *Global change biology* 21:3200-3209.
- Cebrian J., Lartigue J. (2004) Patterns of herbivory and decomposition in aquatic and terrestrial ecosystems. *Ecological Monographs* 74:237-259.
- Cingolani A.M., Cabido M.R., Renison D., Soliñ • s Neffa V. (2003) Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science* 14:223-232.
- Cingolani A.M., Noy-Meir I., Díaz S. (2005a) Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications* 15:757-773.
- Cingolani A.M., Posse G., Collantes M.B. (2005b) Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42:50-59.
- Cingolani A.M., Noy-Meir I., Renison D.D., Cabido M. (2008) Is extensive livestock production compatible with biodiversity and soil conservation? *Ecología Austral* 18:253-271.
- Cipriotti P.A., Aguiar M.R. (2005) Effects of grazing on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic. *Journal of Vegetation Science* 16:57-66.
- Cipriotti P., Aguiar M. (2010) Resource partitioning and interactions enable coexistence in a grass-shrub steppe. *Journal of Arid Environments* 74:1111-1120.
- Coley P.D., Bryant J.P., Chapin III F.S. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230:895-899.
- Coomes D.A., Kunstler G., Canham C.D., Wright E. (2009) A greater range of shade-tolerance niches in nutrient-rich forests: an explanation for positive richness-productivity relationships? *Journal of Ecology* 97:705-717.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O., Hobbie S.E., Hoorens B., Kurokawa H., Pérez-Harguindeguy N. (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology letters* 11:1065-1071.
- Cortez, J., Garnier, E., Pérez-Harguindeguy, N., Debussche, M., & Gillon, D. (2007) Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil*, 296(1-2), 19-34.

- Cotrufo M.F., Soong J.L., Horton A.J., Campbell E.E., Haddix M.L., Wall D.H., Parton W.J. (2015) Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience*.
- Couteaux M.M., Bottner P., Berg B. (1995) Litter decomposition climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10:63-66.
- Chaneton E.J. (2005) Factores que determinan la heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales, in: M. Oesterheld, et al. (Eds.), *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando J. C. León*, Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires. pp. 430.
- Chapin F.S., III. (1980) The Mineral Nutrition of Wild Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260.
- Chapin III F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.
- Chase J.M., Leibold M.A., Downing A.L., Shurin J.B. (2000) The effects of productivity, herbivory, and plant species turnover in grassland food webs. *Ecology* 81:2485-2497.
- Chen W., Huang D., Liu N., Zhang Y., Badgery W.B., Wang X., Shen Y. (2015) Improved grazing management may increase soil carbon sequestration in temperate steppe. *Scientific reports* 5.
- Chillo V., Ojeda R. (2014) Disentangling ecosystem responses to livestock grazing in drylands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 197:271-277.
- DAAC O. (2008) MODIS Collection 5 Land Products Global Subsetting and Visualization Tool. , in: O. DAAC (Ed.), Oak Ridge, Tennessee, USA.
- Darabant A., Rai P., Tenzin K., Roder W., Gratzner G. (2007) Cattle grazing facilitates tree regeneration in a conifer forest with palatable bamboo understory. *Forest Ecology and Management* 252:73-83.
- del Valle H.F. (1998) Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecologia Austral* 8:103-123.
- Derner J., Briske D., Boutton T. (1997) Does grazing mediate soil carbon and nitrogen accumulation beneath C₄, perennial grasses along an environmental gradient? *Plant and soil* 191:147-156.
- Di Rienzo J., Casanoves F., Balzarini M., Gonzalez L., Tablada M., Robledo y.C. (2011) InfoStat versión 2011. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.
- Díaz S., Cabido M. (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16:646-655.
- Díaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe C., Rusch G., Sternberg M., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H., Campbell B.D. (2006) Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Global Change Biology* 13:313-341.
- Didion M., Kupferschmid A.D., Wolf A., Bugmann H. (2011) Ungulate herbivory modifies the effects of climate change on mountain forests. *Climatic Change* 109:647-669.
- Du Toit J.T., Olff H. (2014) Generalities in grazing and browsing ecology: using across-guild comparisons to control contingencies. *Oecologia* 174:1075-1083.
- Eldridge D.J., Poore A.G., Ruiz-Colmenero M., Letnic M., Soliveres S. (2016) Ecosystem structure, function and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications* (en prensa)
- Ellison A.M., Bank M.S., Clinton B.D., Colburn E.A., Elliott K., Ford C.R., Foster D.R., Kloeppel B.D., Knoepp J.D., Lovett G.M. (2005) Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3:479-486.
- Ettema C.H., Wardle D.A. (2002) Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 17:177-183.

- Ezcurra C., Brion C. (2005) Plantas del Nahuel Huapi. Catálogo de la flora vascular del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. 1 ed. Universidad Nacional del Comahue. Red Latinoamericana de Botánica., San Carlos de Bariloche, Argentina. pp 70.
- Ferrari D., Pozzolo O.R., Ferrari H.J. (2009) CobCal. Software para medir cobertura vegetal.
- Fornara D., Du Toit J. (2008) Browsing-induced effects on leaf litter quality and decomposition in a southern African savanna. *Ecosystems* 11:238-249.
- Francini G., Liiri M., Männistö M., Stark S., Kytöviita M.-M. (2014) Response to reindeer grazing removal depends on soil characteristics in low Arctic meadows. *Applied soil ecology* 76:14-25.
- Frank D.A. (2006) Large herbivores in heterogeneous grassland ecosystems, in: K. Danell, et al. (Eds.), *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 326-347.
- Frank D.A., Groffman P.M. (1998) Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology* 79:2229-2241.
- Frank D.A., Groffman P.M., Evans R.D., Tracy B.F. (2000) Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia* 123:116-121.
- Freschet G.T., Aerts R., Cornelissen J.H. (2012) Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. *Journal of Ecology* 100:619-630.
- Freschet G.T., Cornwell W.K., Wardle D.A., Elumeeva T.G., Liu W., Jackson B.G., Onipchenko V.G., Soudzilovskaia N.A., Tao J., Cornelissen J.H. (2013) Linking litter decomposition of above-and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology* 101:943-952.
- Gaitán J., Ayesa J., Umaña F., Raffo F., Bran D., de Bariloche E.S. (2011) Cartografía del área afectada por cenizas volcánicas en las provincias de Río Negro y Neuquén. Informe Técnico. EEA INTA Bariloche. pp. 8
- Gaitan J.J., Oliva G.E., Bran D.E., Maestre F.T., Aguiar M.R., Jobbagy E.G., Buono G.G., Ferrante D., Nakamatsu V.B., Ciari G. (2014) Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across Patagonian rangelands. *Journal of Ecology* 102:1419-1428.
- Gallo M.E., Porras-Alfaro A., Odenbach K.J., Sinsabaugh R.L. (2009) Photoacceleration of plant litter decomposition in an arid environment. *Soil Biology and Biochemistry* 41:1433-1441.
- García-Palacios P., Maestre F.T., Kattge J., Wall D.H. (2013) Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecology letters* 16:1045-1053.
- Garibaldi L.A., Semmartin M., Chaneton E.J. (2007) Grazing-induced changes in plant composition affect litter quality and nutrient cycling in flooding Pampa grasslands. *Oecologia* 151:650-662.
- Gessner M.O., Swan C.M., Dang C.K., McKie B.G., Bardgett R.D., Wall D.H., Hättenschwiler S. (2010) Diversity meets decomposition. *Trends in ecology & evolution* 25:372-380.
- Gholz H.L., Wedin D.A., Smitherman S.M., Harmon M.E., Parton W.J. (2000) Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: Toward a global model of decomposition. *Global Change Biology* 6:751-765.
- Giese M., Gao Y.Z., Zhao Y., Pan Q., Lin S., Peth S., Brueck H. (2009) Effects of grazing and rainfall variability on root and shoot decomposition in a semi-arid grassland. *Applied soil ecology* 41:8-18.
- Gobbi M., Raffaele E. (2010) Efectos del ganado sobre la biomasa y composición del mantillo en un bosque de *Nothofagus dombeyi*. IV Reunión Binacional de Ecología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Golluscio R., León R., Perelman S. (1982) Caracterización fitosociológica de la estepa del Oeste de Chubut; su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 21:299-324.

- Golluscio R., Sala O., Lauenroth W. (1998) Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia* 115:17-25.
- Golluscio R.A., Austin A.T., Martínez G.C.G., Gonzalez-Polo M., Sala O.E., Jackson R.B. (2009) Sheep grazing decreases organic carbon and nitrogen pools in the Patagonian steppe: combination of direct and indirect effects. *Ecosystems* 12:686-697.
- Golluscio R.A., Sala O.E. (1993) Plant functional types and ecological strategies in Patagonian forbs. *Journal of Vegetation Science* 4:839-846.
- Gómez D.A., Aranibar J.N., Tabeni S., Villagra P.E., Garibotti I.A., Atencio A. (2012) Biological soil crust recovery after long-term grazing exclusion in the Monte Desert (Argentina). Changes in coverage, spatial distribution, and soil nitrogen. *Acta Oecologica* 38:33-40.
- Gonnet J.M. (1998) Impacto del pastoreo sobre poblaciones de aves y mamíferos herbívoros en la región de la Reserva de la Biosfera Ñacuñán, Mendoza, Argentina., Universidad Nacional de Córdoba. pp. 166.
- Gonzalez-Polo M., Austin A.T. (2009) Spatial heterogeneity provides organic matter refuges for soil microbial activity in the Patagonian steppe, Argentina. *Soil Biology and Biochemistry* 41:1348-1351.
- Graff P., Aguiar M.R. (2011) Testing the role of biotic stress in the stress gradient hypothesis. Processes and patterns in arid rangelands. *Oikos* 120:1023-1030.
- Grime J. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910.
- Grime J.P., Cornelissen J.H.C., Thompson K., Hodgson J.G. (1996) Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77:489-494.
- Guevara J.C., Grünwaldt E.G., Estevez O.R., Bisigato A.J., Blanco L.J., Biurrun F.N., Ferrando C.A., Chirino C.C., Morici E., Fernández B., Allegratti L.I., Passera C.B. (2009) Range and livestock production in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73:228-237.
- Guevara J.C., Stasi C.R., Estevez O.R. (1996) Effect of cattle grazing on range perennial grasses in the Mendoza plain, Argentina. *Journal of Arid Environments* 34:205-213.
- Güsewell S., Jewell P.L., Edwards P.J. (2005) Effects of heterogeneous habitat use by cattle on nutrient availability and litter decomposition in soils of an Alpine pasture. *Plant and soil* 268:135-149.
- Han G., Hao X., Zhao M., Wang M., Ellert B.H., Willms W., Wang M. (2008) Effect of grazing intensity on carbon and nitrogen in soil and vegetation in a meadow steppe in Inner Mongolia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 125:21-32.
- Handa I.T., Aerts R., Berendse F., Berg M.P., Bruder A., Butenschoen O., Chauvet E., Gessner M.O., Jabiol J., Makkonen M. (2014) Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature* 509:218-221.
- Hanley M.E., Lamont B.B., Fairbanks M.M., Rafferty C.M. (2007) Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8:157-178.
- Harmon M.E., Nadelhoffer K.J., Blair J.M. (1999) Measuring Decomposition, Nutrient Turnover, and Stores in Plant Litter, in: C. D. C. Robertson G P, Bledsone C S, Sollins P (Ed.), *Standard soil methods for long-term ecological research.*, Oxford University Press, New York: 202-240
- Hättenschwiler S., Tiunov A.V., Scheu S. (2005) Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*:191-218.
- Hättenschwiler S., Coq S., Barantal S., Handa I.T. (2011) Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytologist* 189:950-965.

- Hawkes C.V., Sullivan J.J. (2001) The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology* 82:2045-2058.
- Hegland S.J., Lilleeng M.S., Moe S.R. (2013) Old-growth forest floor richness increases with red deer herbivory intensity. *Forest Ecology and Management* 310:267-274.
- Hill M.O. (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427-432.
- Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W. (2008) Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* 89:1510-1520.
- Hillebrand H., Gruner D.S., Borer E.T., Bracken M.E., Cleland E.E., Elser J.J., Harpole W.S., Ngai J.T., Seabloom E.W., Shurin J.B. (2007) Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:10904-10909.
- Hobbie S.E. (2015) Plant species effects on nutrient cycling: revisiting litter feedbacks. *Trends in ecology & evolution* 30:357-363.
- Irisarri J.G.N., Oesterheld M., Golluscio R.A., Paruelo J.M. (2014) Effects of Animal Husbandry on Secondary Production and Trophic Efficiency at a Regional Scale. *Ecosystems* 17:738-749.
- Jobbágy E.G., Sala O.E. (2000) Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications* 10:541-549.
- Keddy P.A. (1991) Working with heterogeneity: an operator's guide to environmental gradients, in: J. Kolasa and S. T. A. Pickett (Eds.), *Ecological Heterogeneity*, Springer-Verlag, New York. pp. 181-201.
- Kéfi S., Rietkerk M., Alados C.L., Pueyo Y., Papanastasis V.P., ElAich A., De Ruiter P.C. (2007) Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* 449:213-217.
- Kielland K., Bryant J.P., Ruess R.W. (1997) Moose herbivory and carbon turnover of early successional stands in interior Alaska. *Oikos*:25-30.
- Knapp A.K., Smith M.D. (2001) Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *science* 291:481-484.
- Kröpfl A.I., Deregibus V.A., Cecchi G.A. (2007) Disturbios en una estepa arbustiva del Monte: cambios en la vegetación. *Ecología Austral* 17:257-268.
- Lauria-Sorge R., Romero C. (1999) La Ganadería doméstica de los pobladores con Permiso de Ocupación y Pastaje (PPOP) en tierras fiscales del Parque Nacional Nahuel Huapi, San Carlos de Bariloche, Argentina. pp. 35.
- Lefcheck J.S. (2015) piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Leibold M.A., Chase J.M., Shurin J.B., Downing A.L. (1997) Species turnover and the regulation of trophic structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:467-494.
- Leon R.J.C., Bran D., Collantes M., Paruelo J.M., Soriano A. (1998) Main vegetation units of the extra andean Patagonia. *Grandes unidades de vegetacion de la Patagonia extra andina* 8:125-144.
- Lezama F., Baeza S., Altesor A., Cesa A., Chaneton E.J., Paruelo J.M. (2014) Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science* 25:8-21.
- Lindsay E.A., Cunningham S.A. (2009) Livestock grazing exclusion and microhabitat variation affect invertebrates and litter decomposition rates in woodland remnants. *Forest Ecology and Management* 258:178-187.
- Lopez de Casenave J. (2001) Estructura gremial y organización de un ensamble de aves del desierto del Monte. Tesis doctoral. Director: Marone, L. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. .
- Loveland T., Reed B., Brown J., Ohlen D., Zhu Z., Yang L., Merchant J. (2000) Development of a global land cover characteristics database and IGBP DISCover from 1 km AVHRR data. *International Journal of Remote Sensing* 21:1303-1330.

- Luo C., Xu G., Chao Z., Wang S., Lin X., Hu Y., Zhang Z., Duan J., Chang X., Su A. (2010) Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan plateau. *Global Change Biology* 16:1606-1617.
- Magurran A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. B. Y. Springer Science & Business Media. pp. 179.
- Manzoni S., Jackson R.B., Trofymow J.A., Porporato A. (2008) The global stoichiometry of litter nitrogen mineralization. *science* 321:684-686.
- Marone L. (1991) Habitat features affecting bird species distribution in the Monte desert, Argentina. *Ecología Austral* 1:77-86.
- Mason N.W.H., Peltzer D.A., Richardson S.J., Bellingham P.J., Allen R.B. (2010) Stand development moderates effects of ungulate exclusion on foliar traits in the forests of New Zealand. *Journal of Ecology* 98:1422-1433.
- Mazzarino M.J., Bertiller M.B., Sain C., Satti P., Coronato F. (1998) Soil nitrogen dynamics in northeastern Patagonia steppe under different precipitation regimes. *Plant and Soil* 202:125-131.
- McNaughton S.J. (1979) Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* 113:691-703
- Menezes R.S., Elliott E.T., Valentine D.W., Williams S.A. (2001) Carbon and nitrogen dynamics in elk winter ranges. *Journal of Range Management*: 400-408.
- Michalet R., Brooker R.W., Cavieres L.A., Kikvidze Z., Lortie C.J., Pugnaire F.I., Valiente-Banuet A., Callaway R.M. (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology letters* 9:767-773.
- Milchunas D.G., Lauenroth W.K. (1993) Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327-366.
- Milchunas D.G., Sala O.E., Lauenroth W.K. (1988) A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132:87-106.
- Miner A., Álvarez J., Villagra P., Aranibar J. (2010) Dinámica temporal de la masa de broza en distintos microhábitats del desierto del Monte Central (Mendoza, Argentina). *Rev. FCA UNCuyo*. Tomo 42:55-69.
- Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Brooks T.M., Pilgrim J.D., Konstant W.R., Da Fonseca G.A.B., Kormos C. (2003) Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:10309-10313.
- Moretto A.S., Distel R.A., Didoné N.G. (2001) Decomposition and nutrient dynamic of leaf litter and roots from palatable and unpalatable grasses in a semi-arid grassland. *Applied Soil Ecology* 18:31-37.
- Moretto A.S., Distel R.A. (2003) Decomposition of and nutrient dynamics in leaf litter and roots of *Poa ligularis* and *Stipa gyneriodes*. *Journal of Arid Environments* 55:503-514.
- Nakagawa S., Schielzeth H. (2013) A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4:133-142.
- Noe L., Abril A. (2008) Interacción entre calidad de restos vegetales, descomposición y fertilidad del suelo en el desierto del Monte de Argentina. *Ecología Austral* 18:181-193.
- Noy-Meir I. (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Annual review of ecology and systematics*:25-51.
- Nuttle T., Yerger E.H., Stoleson S.H., Ristau T.E. (2011) Legacy of top-down herbivore pressure ricochets back up multiple trophic levels in forest canopies over 30 years. *Ecosphere* 2:art4.
- Oenema O., Velthof G., Yamulki S., Jarvis S. (1997) Nitrous oxide emissions from grazed grassland. *Soil use and Management* 13:288-295.
- Oosterheld M., Sala O.E., McNaughton S.J. (1992) Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356:234-236.

- Oesterheld M., Loreti J., Semmartin M., Paruelo J.M. (1999) Grazing, fire, and climate as disturbances of grasslands and savannas, in: L. Walker (Ed.), *Ecosystems of disturbed ground*, Elsevier, pp. 303-322.
- Oesterheld M., Semmartin M. (2011) Impact of grazing on species composition: adding complexity to a generalized model. *Austral Ecology* 36:881-890.
- Oksanen J., Blanchet G.F., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Wagner H. (2011) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-2., <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Olf H., Ritchie M.E. (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13:261-265.
- Olofsson J., Oksanen L. (2002) Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment. *Oikos* 96:507-515.
- Olofsson J., Stark S., Oksanen L. (2004) Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra. *Oikos* 105:386-396.
- Olson J.S. (1963) Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems. *Ecology* 44:322-331.
- Oñatibia G.R. (2009) Régimen de pastoreo ovino y cambios en la biomasa y los reservorios aéreos de C y N en estepas arbustivograminosas patagónicas. , Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. pp. 75.
- Oñatibia G.R., Aguiar M.R., Semmartin M. (2015) Are there any trade-offs between forage provision and the ecosystem service of C and N storage in arid rangelands? *Ecological Engineering* 77:26-32.
- Oñatibia G.R., Aguiar M.R. (2016) Continuous moderate grazing management promotes biomass production in Patagonian arid rangelands. *Journal of Arid Environments* 125:73-79.
- Parton W., Silver W.L., Burke I.C., Grassens L., Harmon M.E., Currie W.S., King J.Y., Adair E.C., Brandt L.A., Hart S.C. (2007) Global-scale similarities in nitrogen release patterns during long-term decomposition. *Science* 315:361-364.
- Paruelo J., Aguiar M., Golluscio R. (1988) Soil water availability in the Patagonian arid steppe: gravel content effect. *Arid Land Research and Management* 2:67-74.
- Paruelo J.M., Jobbágy E.G., Sala O.E. (2001) Current distribution of ecosystem functional types in temperate South America. *Ecosystems* 4:683-698.
- Pastor J., Dewey B., Naiman R., McInnes P., Cohen Y. (1993) Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology* 74:467-480.
- Pastor J., Cohen Y. (1997) Herbivores, the functional diversity of plants species, and the cycling of nutrients in ecosystems. *Theoretical Population Biology* 51:165-179.
- Pastor J., Cohen Y., Hobbs N.T. (2006) The roles of large herbivores in ecosystem nutrient cycles, in: K. Danell, et al. (Eds.), *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, Cambridge University Press. pp. 289-325.
- Perelman S.B., Leon R.J.C., Bussacca J.P. (1997) Floristic changes related to grazing intensity in a Patagonian shrub steppe. *Ecography* 20:400-406.
- Pérez-Harguindeguy N., Blundo C.M., Gurvich D.E., Díaz S., Cuevas E. (2008) More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. *Plant and Soil* 303:151-159.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Cornelissen J.H., Vendramini F., Cabido M., Castellanos A. (2000) Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and soil* 218:21-30.
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Vendramini F., Gurvich D.E., Cingolani A.M., Giorgis M.A., Cabido M. (2007) Direct and indirect effects of climate on decomposition in native ecosystems from central Argentina. *Austral Ecology* 32:749-757.
- Pettorelli N., Vik J.O., Mysterud A., Gaillard J.-M., Tucker C.J., Stenseth N.C. (2005) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology & Evolution* 20:503-510.

- Piazza M.V. (en preparación) Disturbios y descomposición de hojarasca en el bosque: efectos de las cenizas volcánicas y el impacto micro-ambiental del ganado doméstico en el bosque de coihue (*Nothofagus dombeii*).
- Piazza M.V., Garibaldi L.A., Kitzberger T., Chaneton E.J. (2016) Impact of introduced herbivores on understory vegetation along a regional moisture gradient in Patagonian beech forests. *Forest Ecology and Management* 366:11-22. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.01.035.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Development Core Team. (2011) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-100.
- Pinheiro J.C., Bates D.M. (2000) *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS* Springer, New York, USA.
- Piñeiro G., Paruelo J.M., Oesterheld M., Jobbágy E.G. (2010) Pathways of grazing effects on soil organic carbon and nitrogen. *Rangeland Ecology & Management* 63:109-119.
- Poca M., Vaieretti M.V., Cingolani A.M., Pérez-Harguindeguy N. (2015) Scaling-up from species to ecosystems: How close can we get to actual decomposition? *Acta Oecologica* 64:1-9.
- Pol R.G., Sagario M.C., Marone L. (2014) Grazing impact on desert plants and soil seed banks: implications for seed-eating animals. *Acta Oecologica* 55:58-65.
- Prieto L.H., Bertiller M.B., Carrera A.L., Olivera N.L. (2011) Soil enzyme and microbial activities in a grazing ecosystem of Patagonian Monte, Argentina. *Geoderma* 162:281-287.
- Proulx M., Mazumder A. (1998) Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79:2581-2592.
- Pucheta E., Llanos M., Meglioli C., Gaviorno M., Ruiz M., Parera C. (2006) Litter decomposition in a sandy Monte desert of western Argentina: Influences of vegetation patches and summer rainfall. *Austral Ecology* 31:808-816.
- Quested, H., Eriksson, O., Fortunel, C., & Garnier, E. (2007). Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology*, 21(6), 1016-1026.
- R Development Core Team. (2011) R: A language and environment for statistical computing., R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raffaele E., Kitzberger T., Veblen T. (2007) Interactive effects of introduced herbivores and post-flowering die-off of bamboos in Patagonian *Nothofagus* forests. *Journal of Vegetation Science* 18:371-378.
- Raffaele E., Veblen T.T., Blackhall M., Tercero-Bucardo N. (2011) Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 22:59-71.
- Randall J.A., Walters M.B. (2011) Deer density effects on vegetation in aspen forest understories over site productivity and stand age gradients. *Forest Ecology and Management* 261:408-415.
- Relva M.A., Veblen T.T. (1998) Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 108:27-40.
- Relva M.A., Nuñez M.A., Simberloff D. (2010) Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions* 12:303-311.
- Relva M.A., Castán E., Mazzarino M.J. (2014) Litter and soil properties are not altered by invasive deer browsing in forests of NW Patagonia. *Acta Oecologica* 54:45-50.
- Reynolds J.F., Smith D.M.S., Lambin E.F., Turner B., Mortimore M., Batterbury S.P., Downing T.E., Dowlatabadi H., Fernández R.J., Herrick J.E. (2007) Global desertification: building a science for dryland development. *science* 316:847-851.
- Ritchie M.E., Tilman D., Knops J.M. (1998) Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79:165-177.

- Ritchie M.E. (2014) Plant compensation to grazing and soil carbon dynamics in a tropical grassland. *PeerJ* 2:e233.
- Robertson G.P., Coleman D.C., Bledsoe C.S., Sollins P. (1999) Standard soil methods for long-term ecological research Oxford University Press, New York. 462 pp.
- Rossi B.E. (2004) Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas. , Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza. pp. 155.
- Rossignol N., Bonis A., Bouzillé J.-B. (2011) Grazing-induced vegetation patchiness controls net N mineralization rate in a semi-natural grassland. *Acta Oecologica* 37:290-297.
- Sala O.E., Golluscio R.A., Lauenroth W.K., Soriano A. (1989) Resource partitioning between shrubs and grasses in the Patagonian steppe. *Oecologia* 81:501-505.
- Sassi P.L., Taraborelli P.A., Borghi C.E., Ojeda R.A. (2009) Cattle grazing effects on annual plants assemblages in the Central Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73:537-541.
- Satti P., Mazzarino M.J., Gobbi M., Funes F., Roselli L., Fernandez H. (2003) Soil N dynamics in relation to leaf litter quality and soil fertility in north-western Patagonian forests. *Journal of Ecology* 91:173-181.
- Schlesinger W.H., Reynolds J., Cunningham G.L., Huenneke L., Jarrell W., Virginia R., Whitford W. (1990) Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247:1043-1048.
- Schrama M., Veen G.C., Bakker E.L., Ruifrok J.L., Bakker J.P., Olff H. (2013) An integrated perspective to explain nitrogen mineralization in grazed ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15:32-44.
- Semmartin M., Aguiar M.R., Distel R.A., Moretto A.S., Ghersa C.M. (2004) Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient. *Oikos* 107:148-160.
- Semmartin M., Garibaldi L.A., Chaneton E.J. (2008) Grazing history effects on above- and below-ground litter decomposition and nutrient cycling in two co-occurring grasses. *Plant and Soil* 303:177-189.
- Senft R., Coughenour M., Bailey D., Rittenhouse L., Sala O., Swift D. (1987) Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience*:789-799.
- Shariff A.R., Biondini M.E., Grygiel C.E. (1994) Grazing intensity effects on litter decomposition and soil nitrogen mineralization. *Journal of Range Management*:444-449.
- Sjögersten S., van der Wal R., Woodin S.J. (2012) Impacts of grazing and climate warming on C pools and decomposition rates in arctic environments. *Ecosystems* 15:349-362.
- Smith S.W., Woodin S.J., Pakeman R.J., Johnson D., Wal R. (2014) Root traits predict decomposition across a landscape-scale grazing experiment. *New Phytologist* 203:851-862.
- Soriano A. (1983) Deserts and semi-deserts of Patagonia, in: N. E. West (Ed.), *Temperate Deserts and Semi-deserts*, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Netherlands. pp. 440-453.
- Soriano A., Sala O.E., Perelman S.B. (1994) Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. *Plant Ecology* 111:127-135.
- Spear D., Chown S.L. (2009) Non-indigenous ungulates as a threat to biodiversity. *Journal of Zoology* 279:1-17.
- Stark S., Julkunen-Tiitto R., Kumpula J. (2007) Ecological role of reindeer summer browsing in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) forests: effects on plant defense, litter decomposition, and soil nutrient cycling. *Oecologia* 151:486-498.
- Stark S., Männistö M.K., Eskelinen A. (2015) When do grazers accelerate or decelerate soil carbon and nitrogen cycling in tundra? A test of theory on grazing effects in fertile and infertile habitats. *Oikos* 124:593-602.
- Stark S., Männistö M.K., Smolander A. (2010) Multiple effects of reindeer grazing on the soil processes in nutrient-poor northern boreal forests. *Soil Biology and Biochemistry* 42:2068-2077.

- Stark S., Wardle D.A., Ohtonen R., Helle T., Yeates G.W. (2000) The effect of reindeer grazing on decomposition, mineralization and soil biota in a dry oligotrophic Scots pine forest. *Oikos* 90:301-310.
- Suarez M.L. (2010) Tree-ring records from *Nothofagus dombeyi*: A preliminary chronology network in Northern Patagonia, Argentina. *Dendrochronologia* 28:65-72.
- Suzuki M., Miyashita T., Kabaya H., Ochiai K., Asada M., Kikvidze Z. (2013) Deer herbivory as an important driver of divergence of ground vegetation communities in temperate forests. *Oikos* 122:104-110.
- Suzuki M., Ito E. (2014) Combined effects of gap creation and deer exclusion on restoration of belowground systems of secondary woodlands: A field experiment in warm-temperate monsoon Asia. *Forest Ecology and Management* 329:227-236.
- Taboada M.A., Rubio G., Chaneton E.J. (2011) Grazing impacts on soil physical, chemical, and ecological properties in forage production systems. *Soil management: building a stable base for agriculture*:301-320.
- Tanentzap A.J., Coomes D.A. (2011) Carbon storage in terrestrial ecosystems: do browsing and grazing herbivores matter? *Biological Reviews* 87:72-94.
- Thorntwaite C.W. (1948) An Approach toward a Rational Classification of Climate. *Geographical Review* 38:55-94.
- Turner M.G., Dale V.H., Gardner R.H. (1989) Predicting across scales: theory development and testing. *Landscape ecology* 3:245-252.
- Vaieretti M.V., Cingolani A.M., Harguindeguy N.P., Gurvich D.E., Cabido M. (2010) Does decomposition of standard materials differ among grassland patches maintained by livestock? *Austral Ecology* 35:935-943.
- Vaieretti M.V., Cingolani A.M., Harguindeguy N.P., Cabido M. (2013) Effects of differential grazing on decomposition rate and nitrogen availability in a productive mountain grassland. *Plant and soil* 371:675-691.
- Vavra M., Parks C.G., Wisdom M.J. (2007) Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: the good, the bad, and the ungulate. *Forest Ecology and Management* 246:66-72.
- Vázquez D.P. (2002) Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions* 4:175-191.
- Vázquez D.P., Aschero V., Stevani E.L. (2008) Livestock grazing, habitat protection and diversity of bees and wasps in the Central Monte desert. *Rev. Soc. Entomol. Argent* 67:1-10.
- Vázquez D.P., Simberloff D. (2004) Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecological Monographs* 74:281-308.
- Veblen T.T., Mermoz M., Martin C., Kitzberger T. (1992) Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology* 6:71-83.
- Veblen T.T., Donoso C., Kitzberger T., Rebertus A.J. (1996) Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* Forests, in: T. T. Veblen, et al. (Eds.), *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*, Yale University Press, New Haven.
- Veen G., Freschet G.T., Ordonez A., Wardle D.A. (2015) Litter quality and environmental controls of home-field advantage effects on litter decomposition. *Oikos* 124:187-195.
- Viechtbauer W. (2010) Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software* 36:1-48.
- Vila A.R., Borrelli L. (2011) Cattle in the Patagonian forests: Feeding ecology in Los Alerces National Reserve. *Forest Ecology and Management* 261:1306-1314.
- Vitousek P.M., Turner D.R., Parton W.J., Sanford R.L. (1994) Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: patterns, mechanisms, and models. *Ecology* 418-429.
- Vivanco L., Austin A.T. (2006) Intrinsic effects of species on leaf litter and root decomposition: a comparison of temperate grasses from North and South America. *Oecologia* 150:97-107.
- de Vries F.T., Bardgett R.D. (2016) Plant community controls on short-term ecosystem nitrogen retention. *New Phytologist*. *in press*.

- Walker B., Kinzig A., Langridge J. (1999) Original articles: plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2:95-113.
- Wang J., Liu L., Wang X., Chen Y. (2014) The interaction between abiotic photodegradation and microbial decomposition under ultraviolet radiation. *Global change biology* 21:2095-2104.
- Wang Y., Gong J.-R., Liu M., Luo Q., Xu S., Pan Y., Zhai Z. (2015) Effects of land use and precipitation on above-and below-ground litter decomposition in a semi-arid temperate steppe in Inner Mongolia, China. *Applied soil ecology* 96:183-191.
- Wang Y., Wesche K. (2016) Vegetation and soil responses to livestock grazing in Central Asian grasslands: a review of Chinese literature. *Biodiversity and Conservation*:1-20.
- Wardle D.A., Barker G.M., Yeates G.W., Bonner K.I., Ghani A. (2001) Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: Aboveground and belowground consequences. *Ecological Monographs* 71:587-614.
- Wardle D.A., Bonner K.I., Barker G.M. (2002) Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* 16:585-595.
- Wardle D.A., Bardgett R.D. (2004) Human-induced changes in large herbivorous mammal density: the consequences for decomposers. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:145-153.
- Wedin, D. A. (1995). Species, nitrogen, and grassland dynamics: the constraints of stuff. In *Linking Species & Ecosystems* pp. 253-262. Springer US.
- Wedin D.A., Tilman D. (1996) Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *science* 274:1720-1723.
- Wesuls D., Pellowski M., Suchrow S., Oldeland J., Jansen F., Dengler J. (2013) The grazing fingerprint: modelling species responses and trait patterns along grazing gradients in semi-arid Namibian rangelands. *Ecological Indicators* 27:61-70.
- Wise M.J., Abrahamson W.G. (2007) Effects of resource availability on tolerance of herbivory: a review and assessment of three opposing models. *The American Naturalist* 169:443-454.
- Wolf B., Zheng X., Brüggemann N., Chen W., Dannenmann M., Han X., Sutton M.A., Wu H., Yao Z., Butterbach-Bahl K. (2010) Grazing-induced reduction of natural nitrous oxide release from continental steppe. *Nature* 464:881-884.
- Wright D.M., Tanentzap A.J., Flores O., Husheer S.W., Duncan R.P., Wiser S.K., Coomes D.A. (2012) Impacts of culling and exclusion of browsers on vegetation recovery across New Zealand forests. *Biological Conservation* 153:64-71.
- Yahdjian L., Sala O.E., Austin A.T. (2006) Differential controls of water input on litter decomposition and nitrogen dynamics in the Patagonian steppe. *Ecosystems* 9:128-141.
- Yahdjian L., Sala O.E. (2008) Do litter decomposition and nitrogen mineralization show the same trend in the response to dry and wet years in the Patagonian steppe? *Journal of Arid Environments* 72:687-695.
- Yahdjian L., Sala O.E. (2010) Size of precipitation pulses controls nitrogen transformation and losses in an arid Patagonian ecosystem. *Ecosystems* 13:575-585.
- Yahdjian L., Gherardi L., Sala O. (2011) Nitrogen limitation in arid-subhumid ecosystems: a meta-analysis of fertilization studies. *Journal of Arid Environments* 75:675-680.
- Zhang D., Hui D., Luo Y., Zhou G. (2008) Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1:85-93.

APÉNDICE 1. CAPÍTULO I.

Glosario

Vías del efecto del los herbívoros domésticos

Pastoreo: Expresión que considera en conjunto los efectos asociados al consumo de vegetación por pastoreo o ramoneo, y a los impactos físicos y químicos de herbívoros ungulados.

Efecto mediado por las condiciones del ambiente: Efectos que integran los cambios en el ambiente biótico (excepto la calidad de sustrato) y abiótico de descomposición generados por la influencia de largo plazo (>30 años) del pastoreo doméstico. Dichos cambios comprenden variaciones en las propiedades físicas y químicas del suelo y en la composición y abundancia de organismos del suelo.

Efecto mediado por la calidad de la vegetación: Efectos que integran los cambios en la calidad de hojarasca de la vegetación dinámica de la comunidad generados por la influencia de largo plazo (>30 años) del pastoreo doméstico (sustrato dinámico).

Efecto mediado por la interacción vegetación x ambiente: Efecto de “afinidad” entre la broza depositada localmente y la comunidad de descomponedores del suelo. Dicha afinidad se produciría por una asociación co-evolutiva de la comunidad del suelo y las especies vegetales del ecosistema (Gholz *et al.* 2000; Ayres *et al.* 2009; Austin *et al.* 2014).

Unidades de vegetación

Niveles jerárquicos: Organización de los niveles de organización y la consecuente escala espacial que ocupan. Cada nivel define una estructura y funcionamiento determinado, que en conjunto caracterizan al siguiente nivel; a su vez los niveles superiores restringen y controlan la los niveles inferiores (Senft *et al.* 1987, Turner *et al.* 1989; Chaneton 2005). En el contexto de esta tesis se utilizará este concepto para clasificar los distintos niveles de análisis: nivel de jerarquía superior: bioma o ecosistema; intermedia: comunidad; inferior: parche de vegetación, este último corresponde a una escala de alto nivel de detalle o resolución (i.e. grande).

Comunidad: Unidad de vegetación integrada por parches de vegetación y caracterizada por una composición florística particular, normalmente asociada a un determinado contexto abiótico, dado por las condiciones del suelo y/o del ambiente (Chaneton 2005).

Parche: Unidad de vegetación asociada a un micrositio determinado por el patrón de distribución de plantas individuales, y caracterizado por su tamaño individual, arquitectura y hábito de crecimiento. Su heterogeneidad reflejaría la separación de nichos entre las especies que coexisten dentro de la misma comunidad (Chaneton 2005). Especialmente en sistemas áridos existen interacciones particulares entre especies asociadas a las características de cada parche (Aguiar y Sala 1999).

Componentes de la vegetación como sustratos de descomposición

Componente estático: Parte de la comunidad vegetal que no ha sufrido cambios importantes en su composición y abundancia debidos a la influencia de mediano plazo (>30 años) del pastoreo herbívoros domésticos y exóticos al sistema. Dicho grupo en esta tesis está integrado, en la estepa y en el arbustal por arbustos perennes y árboles adultos; y en el bosque por árboles adultos del dosel.

Componente dinámico: Parte de la vegetación (complementaria a la estática) cuya composición y/o abundancia varía en relación la influencia del pastoreo de mediano plazo.

Variables y efectos

Tasa de descomposición (k , año⁻¹): Velocidad de pérdida de biomasa en la hojarasca por su fragmentación (< 2 mm) y catabolismo. Se calculó a partir de la pendiente (k , año⁻¹) de la función exponencial de la biomasa relativa de materia orgánica (x_t/x_0) en diferentes fechas en el tiempo (t , años) [$\ln(x_t/x_0) = k \cdot t$; Olson, 1963].

Tasa de descomposición ponderada (kP, año⁻¹): Producto de la tasa de descomposición y la proporción relativa de los componentes estáticos y dinámicos en la hojarasca. La suma de la variable ponderada para ambos componentes corresponde a la kP de la comunidad completa.

Liberación de N (%): El nitrógeno (N) que fue liberado de la hojarasca en descomposición, que se calculó a partir de la cantidad de N al final del experimento relativo a la cantidad inicial $\{N_{lib} = 100 - [100 \cdot (N_f \cdot x_f)] / (N_0 \cdot x_0)\}$, siendo N y x, concentración de nitrógeno y peso seco de materia orgánica en la hojarasca, al final (x_f) y al inicio (x_0) del experimento; Parton *et al.* 2007}. En dicho contexto, valores mayores a 100 indican una inmovilización de N externo (o ganancia de N) en la hojarasca.

Liberación de N ponderado (NlibP, %): Producto del N liberado de la broza en descomposición y la proporción relativa de los componentes estáticos y dinámicos en la hojarasca. La suma de la variable ponderada para ambos componentes corresponde a la NlibP de la comunidad completa.

Efectos positivos/negativos: Expresión que alude a la comparación de áreas con vs. sin pastoreo, donde “negativos” implica “menor que” y viceversa.

APÉNDICE 2. CAPÍTULO III.

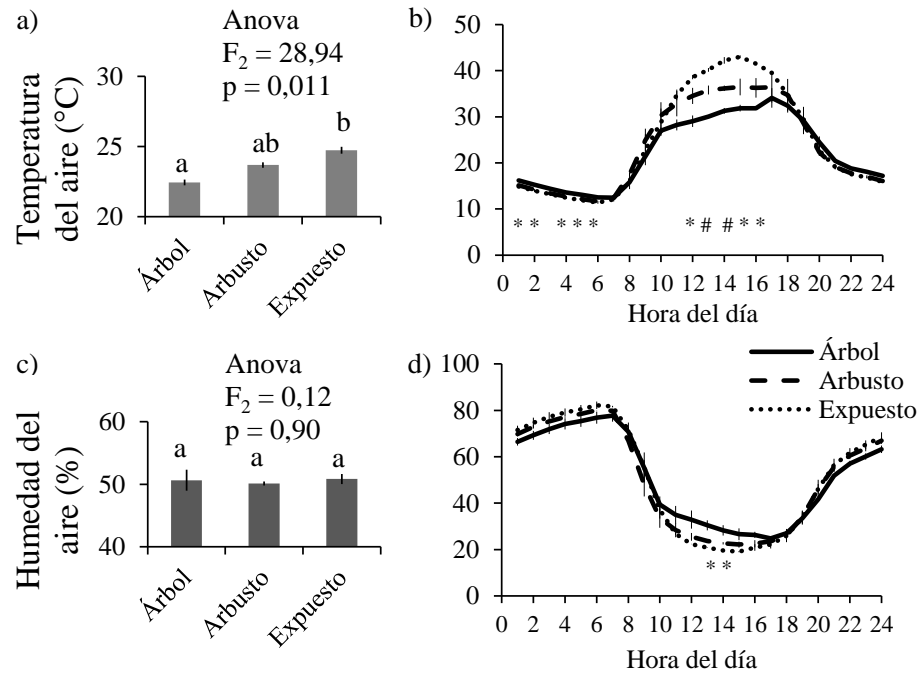


Figura A2.1. Temperatura (a y b) y humedad relativa del aire (c y d) a 1 m de altura en los diferentes parches de la comunidad algarrobal en el Monte central (bajo árboles, bajo arbustos y áreas expuestas sin vegetación leñosa). Se presentan los valores promedio de 183 días corridos (a y c) y la variación diaria promedio para cada variable (b y d respectivamente). En las figuras a y c se muestran los parámetros del análisis de varianza (para cada réplica, N=2, previo al análisis se promediaron los datos del periodo evaluado), letras diferentes marcan diferencias significativas entre medias ($p < 0,05$). En las figuras b y d se marcan las horas que presentaron diferencias significativas ($F > 10,8$; $p < 0,05$) entre los tres parches (#) o entre los parches bajo árbol y expuesto (*).

Tabla A2.1. Efectos del pastoreo sobre la estructura de la vegetación de las comunidades de algarrobal y jarillal en el Monte central. Se presentan la media y error estándar para cada comunidad y condición de pastoreo, y los resultados del análisis de varianza mediante modelos mixtos jerarquizados.

Comunidad	Pastoreo		Anova		
	Sin P	Con P	Pastoreo	Comunidad	Past. x Com.
Cobertura aérea por forma de vida					
Árboles (%)					
Algarrobal	17,7 ± 3,5	33,8 ± 4,0	F _{1,6} = 1,69	F _{1,6} = 52,42	F _{1,6} = 5,82
Jarillal	2,2 ± 1,5	2,9 ± 2,0	p = 0,24	p = 0,0004	P = 0,05
Arbustos (%)					
Algarrobal	53,3 ± 3,2	56,47 ± 2,78	F _{1,6} = 0,04	F _{1,6} = 0,74	F _{1,6} = 0,17
Jarillal	60,0 ± 4,8	58,88 ± 6,64	p = 0,86	p = 0,42	P = 0,70
Pastos (%)					
Algarrobal	27,5 ± 7,0	15,68 ± 4,23	F _{1,6} = 2,26	F _{1,6} = 0,72	F _{1,6} = 1,52
Jarillal	18,5 ± 7,2	17,36 ± 2,15	p = 0,18	p = 0,43	P = 0,26
Hierbas (%)					
Algarrobal	0,8 ± 0,2	3,98 ± 2,60	F _{1,6} = 2,46	F _{1,6} = 7,10	F _{1,6} = 2,16
Jarillal	0,23 ± 0,1	0,35 ± 0,28	p = 0,17	p = 0,037	p = 0,19
Biomasa de mantillo					
Componente estático (g/m²)					
Algarrobal	175,6 ± 4,4	219,5 ± 59,1	F _{1,6} = 0,71	F _{1,6} = 40,80	F _{1,6} = 2,01
Jarillal	550,9 ± 160,6	377,9 ± 35,2	p = 0,43	p = 0,0007	P = 0,21
Componente dinámico (g/m²)					
Algarrobal	58,0 ± 22,8	37,9 ± 7,8	F _{1,6} = 2,43	F _{1,6} = 0,73	F _{1,6} = 0,60
Jarillal	99,6 ± 35,4	39,9 ± 28,1	p = 0,17	p = 0,43	p = 0,47
Frecuencia de parches					
Árboles <i>Prosopis flexuosa</i> [Árbol]					
Algarrobal	0,3 ± 0,07	0,4 ± 0,1	F _{1,6} = 0,05	F_{1,6} = 13,76	F _{1,6} = 1,19
Jarillal	0,07 ± 0,1	0,00 ± 0,0	p = 0,84	p = 0,01	P = 0,32
Arbustos <i>Larrea spp.</i> [Arbusto]					
Algarrobal	0,4 ± 0,0	0,3 ± 0,1	F _{1,6} = 0,27	F _{1,6} = 0,27	F _{1,6} = 2,45
Jarillal	0,3 ± 0,1	0,5 ± 0,1	p = 0,62	p = 0,62	P = 0,17
Área expuesta sin vegetación leñosa [Expuesto]					
Algarrobal	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,2	F _{1,6} = 0,30	F_{1,6} = 7,42	F _{1,6} = 0,03
Jarillal	0,6 ± 0,1	0,53 ± 0,1	p = 0,61	p = 0,035	P = 0,86

Nota: Los datos de cobertura corresponden a superficies de 4 m² y los de biomasa de mantillo a 1 m². Los parches o micrositios fueron definidos por las áreas bajo árboles de *Prosopis caldenia*; bajo arbustos de *Larrea cuneifolia* y *Larrea divaricata*; y el área expuesta sin vegetación leñosa.

Tabla A2.2. Efecto del pastoreo sobre la cobertura del suelo en distintas comunidades y parches del Monte central.

Comunidad	Pastoreo	Parche Árbol	Arbusto	Expuesto	Anova Pastoreo	Past. x Comunidad	Past. x Parche
Cobertura del suelo							
Vegetación (%)							
Algarrobal	Sin P	133,9 ± 36,2	99,0 ± 16,5	53,8 ± 11,5	F _{1,6} = 4,73 p = 0,07	F _{1,6} = 0,13 p = 0,73	F _{2,52} = 3,86 p = 0,03
	Con P	165,0 ± 9,7	85,0 ± 7,2	43,4 ± 21,7			
Jarillal	Sin P	13,5 ± 13,5	96,8 ± 9,9	64,5 ± 11,0			
	Con P	0,0 ± 0,0	86,5 ± 3,0	72,5 ± 10,5			
Suelo desnudo (%)							
Algarrobal	Sin P	9,1 ± 3,0	35,5 ± 4,0	65,0 ± 11,6	F _{1,6} = 5,07 p = 0,06	F _{1,6} = 0,95 p = 0,37	F _{2,52} = 4,73 p = 0,01
	Con P	20,2 ± 3,7	54,5 ± 5,1	40,8 ± 20,4			
Jarillal	Sin P	3,8 ± 3,8	19,1 ± 4,7	53,1 ± 6,7			
	Con P	0,0 ± 0,0	42,6 ± 3,0	62,0 ± 3,9			
Broza sobre el suelo (%)							
Algarrobal	Sin P	71,4 ± 17,7	46,9 ± 6,4	19,6 ± 2,3	F _{1,6} =21,50 p = 0,004	F _{1,6} = 0,24 p = 0,64	F _{2,52} = 16,9 p < 0,001
	Con P	65,8 ± 3,6	31,5 ± 3,1	15,8 ± 8,6			
Jarillal	Sin P	11,4 ± 11,4	59,0 ± 10,7	38,4 ± 2,2			
	Con P	0 ± 0	47,7 ± 3,5	32,7 ± 3,2			
Costras biológicas (%)							
Algarrobal	Sin P	10,7 ± 6,1	6,8 ± 2,0	7,2 ± 5,3	F _{1,6} = 11,90 p = 0,014	F _{1,6} = 0,56 p = 0,48	F _{2,52} = 0,16 p = 0,85
	Con P	0,5 ± 0,3	1,3 ± 0,4	0,7 ± 0,4			
Jarillal	Sin P	4,6 ± 4,6	7,1 ± 2,6	9,5 ± 2,3			
	Con P	0,0 ± 0,0	2,6 ± 1,8	4,4 ± 2,4			
Índices de diversidad							
Número de especies (S)							
Algarrobal	Sin P	6,3 ± 1,3	7,1 ± 0,4	6,7 ± 1,4	F _{1,6} = 0,03 p = 0,87	F _{1,6} = 0,03 p = 0,87	F _{2,52} = 0,93 p = 0,40
	Con P	9,5 ± 1,5	7,7 ± 1,2	5,4 ± 2,7			
Jarillal	Sin P	1,3 ± 1,3	4,2 ± 0,7	4,3 ± 0,7			
	Con P	0,0 ± 0,0	6,1 ± 1,0	6,1 ± 0,7			
Diversidad (e^H)							
Algarrobal	Sin P	3,18 ± 0,85	3,99 ± 0,35	3,91 ± 0,71	F _{1,6} = 9,72 p = 0,02	F _{1,6} = 3,04 p = 0,13	F _{2,52} = 3,02 p = 0,058
	Con P	4,83 ± 0,29	4,15 ± 0,78	3,16 ± 1,59			
Jarillal	Sin P	0,44 ± 0,44	2,03 ± 0,26	2,21 ± 0,53			
	Con P	0,00 ± 0,00	2,93 ± 0,15	2,99 ± 0,35			
Equitatividad (e^H/S)							
Algarrobal	Sin P	0,42 ± 0,09	0,56 ± 0,04	0,63 ± 0,06	F _{1,6} = 0,88 p = 0,38	F _{1,6} = 0,0004 p = 0,98	F _{2,52} = 0,25 p = 0,78
	Con P	0,56 ± 0,06	0,53 ± 0,03	0,42 ± 0,21			
Jarillal	Sin P	0,07 ± 0,07	0,52 ± 0,04	0,51 ± 0,07			
	Con P	0,00 ± 0,00	0,5 ± 0,07	0,49 ± 0,03			

Nota: Los datos de cobertura y diversidad corresponden a una superficie de 4 m². En las columnas del análisis de varianza solo se informan los efectos asociados con el pastoreo y su interacción con comunidades y parches, aunque los modelos contenían todos los factores principales y sus interacciones. La interacción triple no fue significativa en ningún caso.

APÉNDICE 3. CAPÍTULO IV.

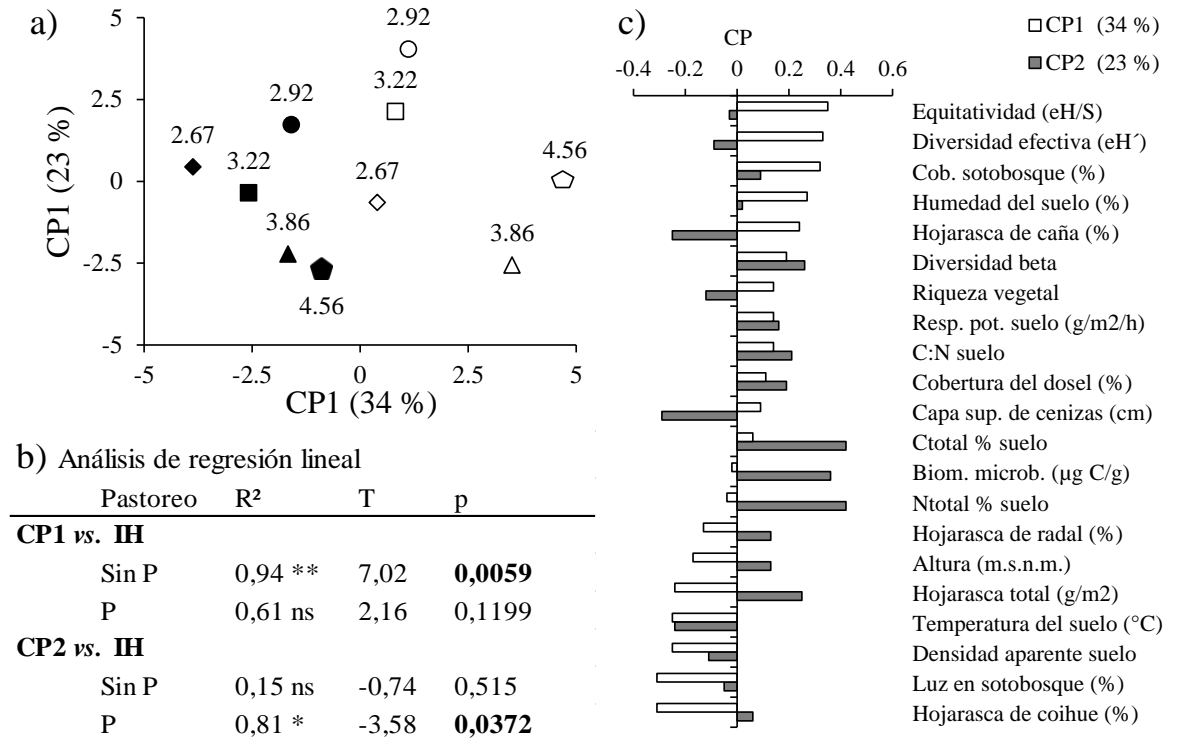


Figura A3.1. Análisis de componentes principales ordenando los sitios (N = 10) según variables que caracterizan el ambiente y la vegetación. a) Ordenamiento de los sitios sin y con influencia del pastoreo (símbolos blancos y negros respectivamente) para los dos ejes del análisis de componentes principales. Anexo a cada símbolo se muestra el valor de Índice de Humedad (IH) asignado a cada sitio. b) Regresión lineal entre los dos ejes del CP y el IH de los sitios sin y con influencia del pastoreo. c) Valores de autovectores de cada variable como determinantes del ordenamiento.

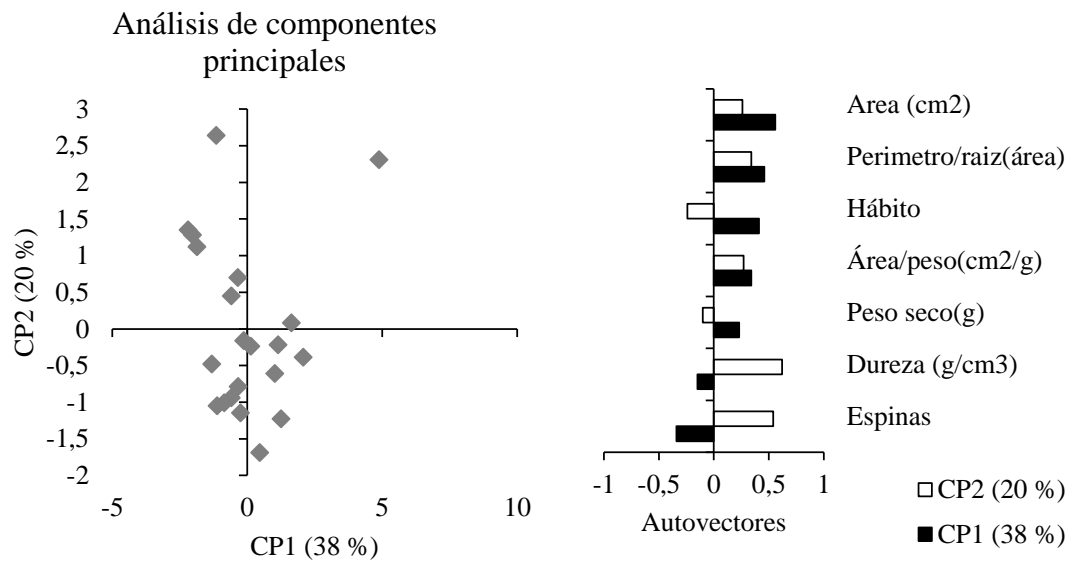


Figura A3.2. Clasificación de especies leñosas del sotobosque de coihue por sus características foliares. Las hojas se recolectaron de 10 sitios (al menos 10 por especie y sitio), según lo detallado en el Capítulo 4. Las hierbas y la caña colihue fueron excluidas de este análisis.

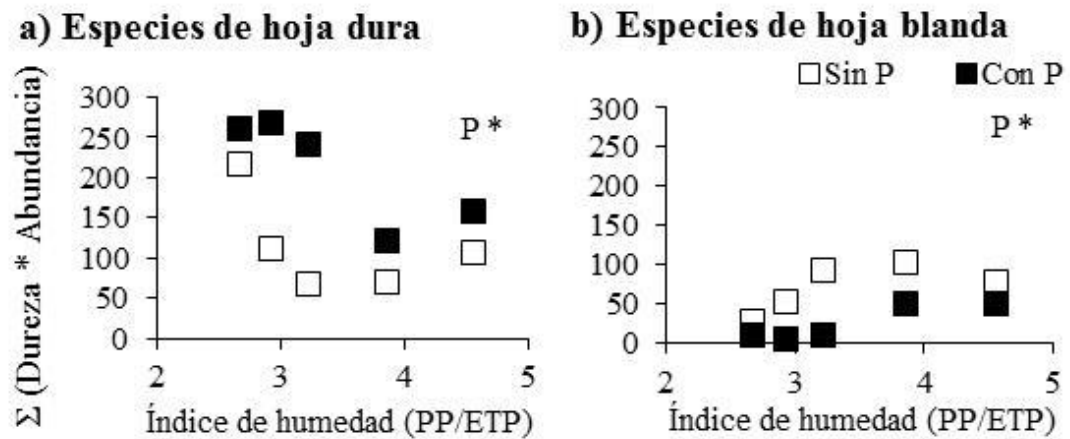


Figura A3.3. Caracter funcional de las especies, determinado por la dureza foliar (g/cm²) y su abundancia en la hojarasca, del componente dinámico de la vegetación de sitios con y sin pastoreo (símbolos negros y blancos respectivamente) a lo largo del gradiente de humedad. Las especies de hoja blanda (a) y dura (b) representan subunidades de las especies divididas por la mediana de dureza foliar. En cada grupo se sumó el producto de la dureza foliar y abundancia de cada especie en la hojarasca de cada sitio (datos agrupados por sitio). En el margen superior derecho se muestra el resultado del análisis de varianza para la condición de pastoreo de origen de la broza (P), donde * $p < 0.05$.

Tabla A3.1. Efectos del pastoreo (P) y del gradiente de humedad (IH) sobre (a) los índices de diversidad de la vegetación del sotobosque (< 3 m de altura), (b) la cobertura de las diferentes formas de vida y (c) biomasa de mantillo.

Variable	Pastoreo Sin P	Con P	Anova Pastoreo	IH	P x IH
a) Índices de diversidad de especies en el sotobosque					
Riqueza de especies (S)	13,07 ± 0,94	15,8 ± 1,32	F _{1,6} =3,04; p = 0,13	F _{1,6} =0,58; p = 0,48	F _{1,6} =2,01; p = 0,21
Diversidad (e ^{H'})	6,24 ± 0,85	5,12 ± 0,4	F _{1,6} =2,26; p = 0,18	F _{1,6} =3,18; p = 0,12	F _{1,6} =3,37; p = 0,12
Equitatividad (e ^{H'} /S)	0,47 ± 0,03	0,33 ± 0,01	F _{1,6} =16,29; p = 0,007	F _{1,6} =2,28; p = 0,18	F _{1,6} =0,51; p = 0,50
b) Cobertura vegetal en el sotobosque					
Total especies (%)	112,33 ± 8,93	48,33 ± 7,69	F _{1,6} = 19,81; p = 0,004	F _{1,6} = 0,15; p = 0,72	F _{1,6} = 0,39; p = 0,55
Árboles (%)	29,5 ± 8,75	5,71 ± 1,72	F _{1,6} =6,57; p = 0,04	F _{1,6} =0,28; p = 0,61	F _{1,6} =0,02; p = 0,89
Arbustos (%)	42,71 ± 6,56	15,73 ± 5,45	F _{1,6} =9,42; p = 0,02	F _{1,6} =0,10; p = 0,76	F _{1,6} =1,28; p = 0,30
Leñosas (árboles + arbustos, %)	72,2 ± 9,16	21,44 ± 5,35	F _{1,6} =29,23; p = 0,002	F _{1,6} =1,37; p = 0,29	F _{1,6} =1,16; p = 0,32
Caña colihue (%)	{0,0 ± 0,0; 43,0 ± 6,8}	{0,0 ± 0,0; 25,2 ± 5,8}	F _{1,6} =6,94; p = 0,038	F _{1,6} =14,51; p = 0,009	F _{1,6} =2,39; p = 0,17
Hierbas (%)	16,75 ± 7,19	21,22 ± 6,03	F _{1,6} =0,90; p = 0,38	F _{1,6} =1,19; p = 0,32	F _{1,6} =1,29; p = 0,30
Leñosas, hojas tiernas (%)	54,51 ± 8,3	14,05 ± 5,43	F _{1,6} =24,01; p = 0,003	F _{1,6} =5,05; p = 0,066	F _{1,6} =0,02; p = 0,90
Leñosas, hojas duras (%)	17,69 ± 6,93	7,39 ± 2,98	F _{1,6} =3,33; p = 0,12	F _{1,6} =2,66; p = 0,15	F _{1,6} =3,91; p = 0,096
Cobertura relativa hierbas	0,15 ± 0,06	0,41 ± 0,09	F _{1,6} =6,35; p = 0,045	F _{1,6} =0,82; p = 0,40	F _{1,6} =1,38; p = 0,29
c) Biomasa Mantillo					
Hojarasca total (g/m ²)	210,8 ± 70,96	327,0 ± 79,5	F _{1,6} = 1,49; p = 0,27	F _{1,6} = 3,78; p = 0,10	F _{1,6} = 0,22; p = 0,65
Componente estático (hojarasca de coihue, g/m ²)	147,2 ± 65,5	292,6 ± 81,8	F _{1,6} = 2,26; p = 0,18	F _{1,6} = 3,06; p = 0,13	F _{1,6} = 0,31; p = 0,60
Componente dinámico (% otras especies en hojarasca)	0,41 ± 0,08	0,14 ± 0,05	F _{1,6} = 6,97; p = 0,039	F _{1,6} = 0,75; p = 0,42	F _{1,6} = 0,20; p = 0,67

Nota: Se presenta el valor promedio a través del gradiente (± E.E.) y el análisis de varianza de los modelos mixtos con efectos fijos: Pastoreo e Índice de humedad (IH = PP/ETP). Cuando el gradiente de humedad fue significativo, se presenta la media y el EE del sitio más húmedo y más seco para cada condición de pastoreo (entre llaves). Valores de p en negrita son significativos, $\alpha < 0,05$.